PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

43. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 37 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 12. JULI 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 24.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

43. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 6. (Schluß-)Heft

Seite

Straka, H., Pollenanalytische Datierung zweier Vulkanausbrüche bei Strohn (Eifel). Mit 1 Textabbildung 461

Bünning, E., und H. Ilg, Polaritätsstörungen bei Pflanzenzellen durch Äthylen. Mit 6 Textabbildungen 472

Woll, E., Untersuchungen über die cytologische Differenzierung einiger Pflanzengallen. Mit 4 Textabbildungen 477

Nothdurft, H., Untersuchungen über den Jahresrhythmus und die Vertikalschichtung des Phytoplanktons in Weihern. Mit 8 Textabbildungen . . . 495

Ehrenberg, M., Einfluß verschiedenen Licht-Dunkelwechsels auf die Rhythmik der Phosphataseaktivität in den Blättern von *Kalanchoë Blossfeldiana.* Mit 5 Textabbildungen 528

Schöfer, G., Untersuchungen über die Polymorphie einheimischer Veilchen. Mit 12 Textabbildungen 537

Hülsbruch, M., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Kurze Mitteilung.) 566

Guttenberg, H. v., und G. Meinl. Über die Veränderung der Wasserpermeabilität von Kartoffelknollen während der Lagerzeit und durch Cumarin. (Kurze Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung. 571

Autorenverzeichnis 576

Planta, Bd. 43, S. 461—471 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

POLLENANALYTISCHE DATIERUNG ZWEIER VULKANAUSBRÜCHE BEI STROHN (EIFEL).

Von

HERBERT STRAKA.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 7. Dezember 1953.)

Nachdem AHRENS und STEINBERG (1943) in gemeinsamer Arbeit die Altersbestimmung des großen Ausbruchs im Laacher-See-Gebiet gelungen war, hat man neuerdings Tuffstaub, der von dieser Eruption herrührt, in Schichten der spätglazialen (allerödzeitlichen) Wärmeschwankung in mittel- und süddeutschen See- und Moorablagerungen gefunden und als ausgezeichnete Zeitmarke benutzen können (FIRBAS 1953, FRECHEN 1952). Vier Ausbrüche der westlichen Vulkaneifel wurden von FRECHEN und STRAKA (1950, siehe auch STRAKA 1952a, letztere Arbeit weiterhin nur noch mit St. abgekürzt zitiert) als späteiszeitlich bis frühnacheiszeitlich datiert. Unter den Muddeschichten der untersuchten vermoorten Maare liegt vulkanischer Tuff der lokalen Ausbrüche. In den untersten Seeablagerungen findet man Pollenspektren, die man als Sukzession der Pioniervegetation auf dem Neuland des Tuffstaubes nach den Eruptionen deuten muß. Die Datierung des Endes dreier Ausbrüche beruht auf folgenden Voraussetzungen: 1. Da die Pioniervegetation bald nach Schluß der Ausbrüche einsetzte, kann eine größere Lücke zwischen der Ablagerung des Tuffs und der Mudde nicht klaffen. 2. Die Lage der Pionierspektren und der Grenze Tuff/Mudde im Pollendiagramm bestimmt somit das Alter des Endes der Ausbrüche. 3. Die verschiedenartige Ausbildung der Pioniervegetation muß in bestimmten Fällen auf klimatische Unterschiede während ihrer Entstehungszeit zurückgeführt werden. Die Befunde stützen sich gegenseitig.

Es ergab sich für das Alter des Schalkenmehrener Maares bei Daun und des Mosbrucher Weihers bei Kelberg (das Ende der Allerödwärmeschwankung bis) Anfang Jüngere Tundrenzeit (= Wende des 10. zum 9. vorchristlichen Jahrtausend = etwa 9000 v. Chr.) und für den Booser Weiher bei Kelberg (das Ende der Jüngeren Tundrenzeit bis) Anfang der Vorwärmezeit (= Wende des 9. zum 8. Jahrtausend = etwa 8000 v. Chr.). Da die gesamten Eruptionen nach geologischen Befunden jedoch nur einen kurzen Zeitraum hindurch andauerten, ist damit praktisch die gesamte vulkanische Eruptionstätigkeit im engeren Maargebiet datiert. Ein Ausbruch des benachbarten Weinfeldener oder Gemündener Maares

hat in der Mitte der Jüngeren Tundrenzeit in den See des Schalkenmehrener Maares Tuffsand gestreut. Diese Eruption ist somit in die Mitte des 9. vorchristlichen Jahrtausends (= etwa 8500) zu verlegen.

Obwohl es sich bei den genannten und den beiden gleich zu behandelnden Ereignissen nur um lokale Eruptionen handelt, könnte einer genauen Datierung aller Eruptionen der Eifel größere Bedeutung zukommen. In Ablagerungen der Ardennen fand GULLENTOPS (1952) vulkanisches Material aus der Eifel. Bei genauer Beachtung wird man in der näheren und weiteren Umgebung der Eifel weitere Funde machen können, die eine gute Zeitmarke abgeben werden, wenn sie datiert sind. Vielleicht läßt sich durch weitere pollenanalytische und mineralogische Untersuchungen eine Tephrochronologie in kleinerem Maßstab aufbauen, wie man sie in Island (THORARINSSON 1944 und 1951) und Feuerland und Patagonien (AUER 1950) schon besitzt. Ein weiterer Baustein hierzu möchte die vorliegende Arbeit sein. Es handelt sich um die Nachuntersuchung der untersten Abschnitte der Diagramme von HUMMEL (1949) aus dem Gebiet um Gillenfeld. Der Versuch im Dürren Maar am Holzmaar mißlang vorerst; es werden über $11^1/_2$ m hinunterreichende Bohrungen nötig sein, deren Ausführung wir für später aufsparen müssen. Dagegen hatte die Bohrung im Strohner Maarchen Erfolg.

Die Beschreibung des Maares und alle übrigen Angaben finden sich bei HUMMEL, bezüglich der Geologie der Maare siehe ST. Die Bohrung wurde beim Punkte H II = O (HUMMEL, S. 457) ausgeführt und bis 9,55 m etwa $^1/_2$ m tief in den vulkanischen Tuffstaub des Untergrundes vorgetrieben. Bearbeitung wie früher angegeben (ST.), alle Proben wurden acetolysiert.

Erklärung aller verwendeten Abkürzungen: BP = Baumpollen; BS = Bäume und Sträucher; Camp. = *Campanulaceae*; Chrysospl. = cf. *Chrysosplenium*; Com. = *Comarum palustre* (= *Potentilla p.*)-Typ; Cor. = *Corylus*; Cyn. = *Cynareae*-Typ; Epil. ang. = *Epilobium angustifolium*; Er. = *Ericales* (cf. *Erica*); F = Feindetritusgyttja (= Mudde); G = Grobdetritusgyttja; Hel. num. = *Helianthemum nummularium*-Typ; H. oel. = *H. oelandicum*-Typ; Hydroc. = *Hydrocotyle vulgaris*; Junip. = cf. *Juniperus*; Men. = *Menyanthes trifoliata*; Myrioph. alt. = *Myriophyllum alterniflorum*; M. spicatum = *M. spicatum*; NBP = Nichtbaumpollen; Plant. major = *Plantago major*; Pop. = Cf. *Populus*; Pot. = *Potentilla*-Typ; Qu. = *Quercus*; Rum. = *Rumex acetosella-Oxyria*-Typ; Sang. = *Sanguisorba officinalis*; T_1 und T_2 = Tuffstaub verschiedenen Alters; Thal. = *Thalictrum*; Typh. = *Typha latifolia*; WSP = Wasser- und Sumpfpflanzen (lokale Vegetation!); ZLK = Zwergsträucher und Landkräuter.

Stratigraphie und Makrofossilien des untersuchten Profilstückes:
775—820 cm: Grobdetritusgyttja, dunkelbraun, H = 7.

Zahlreiche Braunmoosstämmchen. Nach den Bestimmungen von Dr. F. KOPPE, Bielefeld, dem ich an dieser Stelle herzlich danken möchte, handelt es sich ganz überwiegend um *Drepanocladus fluitans*. Außerdem kamen vor: *Drepanocladus Sendtneri*, *Cinclidium stygium* und *Calliergon giganteum* (je einige Blättchen) sowie *Polytrichum* spec. (eine männliche Knospe).

Einige Blättchen von *Sphagnum cymbifolium* und *inundatum*.

Menyanthes trifoliata (27 Samen), *Carex inflata* (29 Schläuche und 59 Innenfrüchte), *Carex Hostiana* (3 Schläuche, 6 Innenfrüchte) und *Carex* spec. (15 Schläuche und 40 Innenfrüchte). Ferner in 800—820 cm Tiefe: 1 Same ohne Flügel einer Großbirke, *Batrachium* spec. (1 Nüßchen), *Potamogeton obtusifolius* (11 Steinkerne), *P. pectinatus* (3 St.), *P. perfoliatus* (5 St.), *P.* spec. (1 St.), *Lycopus europaeus* (12 Klausen).

820—845 cm: Mudde mit nach unten hin zunehmendem Gehalt an Tuffstaub. *Batrachium* spec. (4 Nüßchen), *Potamogeton pusillus* (1 Steinkern), *P. pectinatus* (1. St.), *P. perfoliatus* (1 St.), *P. obtusifolius* (5 St.).

845—860 cm: Vulkanischer Tuffsand, bestehend aus vulkanischen Mineralien sowie Material des durchbrochenen Devons.

860—890 cm: Grobdetritusgyttja, dunkelbraun, H = 7.

Zahlreiche Braunmoosstämmchen (det. Koppe): *Meesea longiseta* überwiegend, *M. triquetra* und *Drepanocladus Sendtneri* vereinzelt.

Menyanthes trifoliata (7 Samen), *Carex inflata* (3 Schläuche, 5 Innenfrüchte), *Eriophorum*-Fasern, *Potamogeton* spec. (2 Steinkerne), *Hydrocotyle vulgaris* (1 Frucht).

890—902 cm Mudde mit nach unten zunehmendem Mineralgehalt.

902—955 cm und weiter nach unten, jedoch nicht mehr erbohrt:

Vulkanischer Tuffstaub, vorwiegend aus Mineralien des durchbrochenen Devons bestehend, zum Teil tonig, sehr selten vulkanische Mineralien. Die genauen petrographischen Untersuchungsergebnisse von Doz. Dr. J. Frechen, Bonn, sind hier auszugsweise verwertet. Dank seiner Mitarbeit war die Altersbestimmung erst möglich.

Das Diagramm (Abb. 1) gliedert sich in mehrere Kolonnen: I. Tiefenangaben. II. Pollenzonen (hier immer nach Overbeck 1950). III. Stratigraphie. IV. Baum- und Strauchpollendiagramm (auf BS-Pollensumme = 100% bezogen!). V. Gesamtpollendiagramm (BS + WSP + ZLK = 100%. WSP = Die Pollenwerte dieser lokalen Vegetation werden in einem gewissen Ausmaß auch durch die Bewaldungsdichte in der Umgebung der Fundstelle beeinflußt. ZLK sind ganz überwiegend

Tabelle 1. *Alle Pollenarten, die in dem Diagramm (Abb. 1) nicht enthalten sind, da ihre Einordnung unsicher ist; ferner die Anzahl der gezählten Pollenkörner und alle Sporen enthaltend.*

Tiefe der Probe cm	*Anemone*-Typ	*Lycopus*-Typ	*Epilobium*	*Ligulifloraе*	*Caryophyllaceae*	*Umbelliferae*	*Cruciferae*	*Rubiaceae*	*Rosales*	Indeterminata	Anzahl der insgesamt gezählten Pollenkörner	Farnsporen	*Equisetum*-Sporen	*Sphagnum*-Sporen
780	—	—	—	—	—	0,4	—	—	0,4	1,2	252	2,8	—	—
790	0,4	—	—	—	—	0,4	—	—	0,4	0,4	250	2,7	0,4	—
800	—	0,8	0,4	—	—	0,8	—	—	1,5	1,1	279	—	—	—
810	0,4	—	—	0,4	—	0,4	—	—	0,7	0,7	280	—	23,5	—
820	0,8	—	—	—	0,4	1,2	—	0,4	2,3	—	274	—	4,6	—
828	—	0,8	—	0,4	1,1	0,6	0,2	0,2	—	0,6	507	0,2	—	0,2
834	—	—	—	—	0,2	0,2	—	0,4	0,2	—	507	—	—	—
845	—	—	0,4	—	—	1,5	0,4	0,4	1,2	1,2	278	0,4	—	1,2
860	0,4	—	—	—	—	5,0	—	1,1	2,5	0,7	308	—	—	—
870	—	—	—	—	—	2,4	—	1,0	1,0	1,0	219	—	1,4	—
881	—	—	—	—	—	1,1	—	2,3	0,6	0,6	183	—	942,0	—
890	—	—	—	—	—	1,5	0,8	2,3	—	1,9	280	0,4	—	—
900	0,9	2,4	—	0,3	0,3	1,8	0,9	—	—	2,4	369	—	0,3	—
910	—	—	—	—	—	2,6	5,1	3,9	1,3	3,9	91	—	25,6	—
920	1,5	—	—	1,5	6,1	—	—	1,5	1,5	4,6	76	—	10,8	—

krautige Landpflanzen.) VI. Histogramm (weiße Säulen) der einzelnen BS-Pollenarten; Prozentzahlen auf die Gesamtpollensumme (wie in V!) bezogen, *Corylus*, *Quercus* und cf. *Populus* an den entsprechenden Stellen eingesetzt, nur Werte über

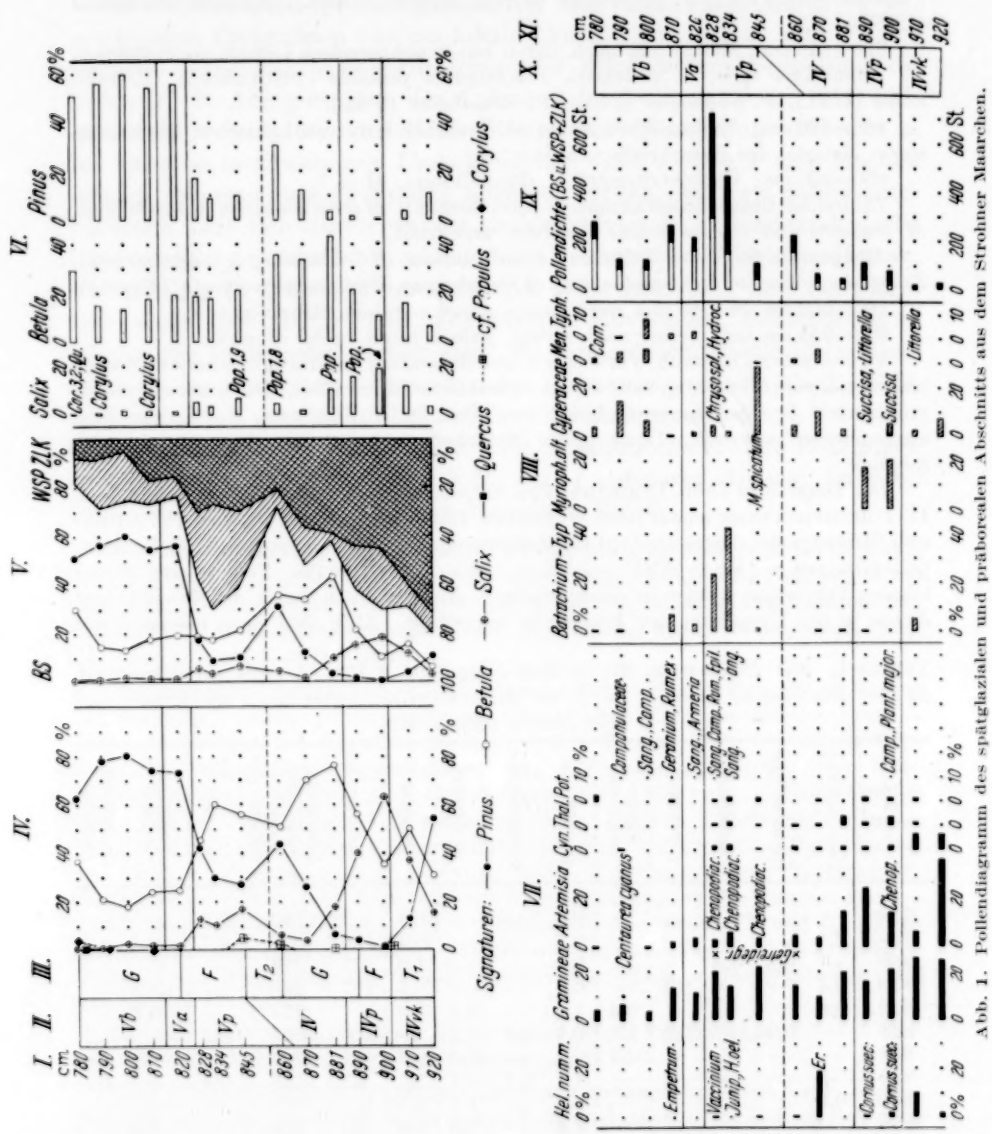


Abb. 1. Pollendiagramm des spätglazialen und präborealen Abschnitts aus dem Strohner Maarchen.

1% angegeben, sonst ohne Zahl. VII. Histogramm (schwarze Säulen) der ZLK-Pollenarten, seltene Pollenarten (unter 1%) mit Namen eingesetzt. VIII. Histogramm (schraffierte Säulen) der WSP-Pollenarten, wie bei VII. IX. Pollendichte:

Weißer Abschnitt der Säule = BS, schwarzer = ZLK und WSP. Pollenkornanzahl je Quadratzentimeter. X = II. XI = I. Die fehlenden Pollenarten (unsichere Einordnung nach der Ökologie) sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

1. Einreihung des Diagrammstückes in das System der Pollenzonen und die Vegetationsentwicklung im und um das Maar.

a) Zeit des 1. Tuffstaubausbruches (Zone IV vk). Die untersten beiden Proben (920 und 910 cm) scheiden aus unserer Betrachtung im Rahmen des Diagramms aus (St., S. 27 und 36). Sie stammen aus der Zeit der Ablagerung des vulkanischen Tuffes während der Schlußphase der Ausbrüche im Gebiet des Maares. Auch hier sind die Proben sehr pollenarm; sämtliche Fehlerquellen, wie bei St. (l. c.) beschrieben, sind gegeben. Die beiden Spektren spiegeln im wesentlichen die Pioniervegetation wider, die sich fleckenweise während der Ausbrüche ansiedeln konnte. Wenn sich die Probe 910 cm als Übergang zur Probe 900 cm erweist, so dürfte das auf die bereits abflauende Tätigkeit der allerletzten Phase des Ausbruchs zurückzuführen sein.

b) Zeit der Pioniervegetation (Zone IV p). Die Proben 900 und 890 cm enthalten hohe *Salix*-, *Gramineen*- und *Artemisia*-Werte bei insgesamt hohen ZLK-Pollen-Werten, geringer BP-Dichte und einem gewissen Mineralgehalt. Das deutet auf eine Pioniervegetation hin, die auf den Tuffstaubböden nach dem Ende der Ausbrüche auftrat (vgl. St., S. 28, 41 und 44—52). Auch um das Strohner Maarchen findet man heute noch größere Flächen, die von Tuff bedeckt sind. Wir haben die volle Tiefe, die wir ebenfalls als Maß für die Ausdehnung der ursprünglichen Tuffstaubdecke verwenden (St., S. 42 und Tabelle 14), unter dem Maar leider nicht mehr erbohren können. Schlüsse auf die Größe der damals mit Tuff bedeckten Fläche sind kaum möglich, da bald ein zweiter Ausbruch folgte. Offenbar hat es aber längere Zeit gebraucht, bis eine höhere Vegetation diese Fläche besiedelt hatte. Eigentümlich ist es und vielleicht auf eine geringere Ausdehnung des Tuffstaubes zurückzuführen, daß sofort *Salix* sehr stark vertreten ist (über 60% der BP-Summe), während *Artemisia* erst in 890 cm — also in einem späteren Stadium — ihren Höchstwert erreicht (auf BP-Summe = 100% bezogen, wären es 64%). Die *Gramineen*-Werte nehmen dabei ab (von 71 auf 41%, wenn man sie auf die BP-Summe bezieht).

Eine Erklärung für diese von den Schalkenmehrener Befunden stark abweichende Entwicklung kann uns vielleicht die Tatsache bieten, daß in Strohn der Übergang von der Ausbruchszeit (IV vk) im Diagramm nicht so plötzlich erfolgt wie bei den früher untersuchten Profilen, in denen die Kurven hier starke Sprünge machen. Das könnte man so deuten, daß die Ausbrüche in Strohn in der letzten Phase langsamer aussetzten. Die in Strohn nicht so deutlich ausgeprägte Grenze zwischen

Tuff und Mudde bei 902 cm spricht ebenfalls dafür. Ferner enthält der Tuff dieses ersten Ausbruchs nach FRECHEN nur wenig vulkanische, dafür aber überwiegend devonische Bestandteile. Beides kann den normalen Ablauf der Pionierbesiedlung etwas verändert haben.

Die Pollenspektren halten jedoch einen Vergleich mit denen von Schalkenmehren und Mosbruch gut aus, so daß man den Ablauf dieser Pioniersukzession in die Jüngere Tundrenzeit (Zone IV) verlegen darf. Das ist auch der Diagrammlage nach gerechtfertigt, da die folgenden 2—4 Proben der Zone IV angehören müssen. Vergleichen wir mit Schalkenmehren und Mosbruch, dann umfaßt die Zone IV dort Profilstücke von 70—130 cm, während in Strohn nur 30 cm vorhanden sind. Wir gehen daher sicher nicht fehl, wenn wir diese Pioniersukzession und das Ende des ersten Ausbruches in die zweite Hälfte der Jüngeren Tundrenzeit verlegen.

c) Das Ende der Jüngeren Tundrenzeit (Zone IV). Es umfaßt die Proben 881 und 870, eventuell auch 860 (und 845) cm. Die NBP-Werte sind noch recht hoch, nämlich über 35% der Gesamtpollensumme, also über 50% der BP-Summe. Da es sich auch hier um limnische Ablagerungen handelt und der NBP von einer artenreichen Vegetation herrührt, darf man mit sehr lichten Beständen des herrschenden Baumes, nämlich *Betula*, rechnen („Birkenparktundra", vgl. ST., S. 32 und 52!). Verschiedene Pflanzenarten der Glazialfloren können unter dem NBP festgestellt werden. Das Ende der Zone IV ist nicht vollkommen eindeutig feststellbar. Der starke Abfall des NBP zwischen Probe 870 und 860 cm, die Zunahme der Baumpollendichte, der Anstieg der *Pinus*- und der Abfall der *Betula*-Kurve, die in Probe 860 cm sich beinahe überkreuzen, sprechen dafür, die Grenze der Zone Va hierher zu verlegen. Doch wird der normalerweise zu erwartende Ablauf gestört durch das nun folgende Ereignis.

d) Zeit des 2. Tuffstaubausbruches und die 2. Pioniervegetation (Zone Vp). Die Tuffsandschicht zwischen 860 und 845 cm stammt offenbar von einem Ausbruch in der Nähe des Maares. Dieser muß eine gewisse, nicht unerhebliche Fläche in der näheren Umgebung überdeckt haben, sonst hätte der Ablauf der Vegetationsentwicklung nicht so einschneidend unterbrochen werden können (vgl. hierzu den 2. Ausbruch in Schalkenmehren).

In den Proben 845, 834 und 828 cm sind erneut höhere *Salix*-Werte zu verzeichnen, auch *Betula* nimmt wieder etwas zu, so daß *Pinus* stärker zurückgedrängt wird. Daß auch der ZLK-Pollen, insbesondere jener der *Gramineen* zunimmt, die Baumpollendichte aber abnimmt, dürfen wir auf das Auftreten einer neuerlichen Pioniersukzession in diesem Abschnitt zurückführen, die jedoch mehr derjenigen von Boos ähnelt, mit der sie auch zeitlich ungefähr zusammenfällt (ST., S. 42f. und 56f.). Daß sie

unter wärmerem Klima ablief, dafür mag auch die rasche Zunahme der BP-Dichte in den beiden Proben 834 und 828 cm sprechen. Die hohen WSP-Pollen-Werte, die die BS- und ZLK-Pollen-Werte stark drücken, sind auf die lokale Vegetation zurückzuführen und insbesondere von *Batrachium* gebildet.

Die Diagrammlage sowie die Ausbildung der Pioniersukzession sprechen also dafür, daß der 2. Vulkanausbruch in den Beginn der Vorwärmezeit (Va) fällt. Weniger wahrscheinlich ist es, daß er ganz am Ende der Jüngeren Tundrenzeit stattfand.

e) Vorwärmezeit (Zone V). Hierzu gehören wahrscheinlich schon die Probe 860 cm (sowie 845, 834 und 828 cm, s. oben); sicher gehört die Probe 820 cm zu Va. Hohe, zunehmende *Pinus*-Werte, ZLK-Pollen-Werte unter 35% (der Gesamtpollensumme) und höhere BP-Dichte reihen sie dahin ein. Das noch nicht ganz vollständig von höherer Vegetation besiedelte Tuffneuland bedingt offenbar das Auftreten recht vieler ZLK-Arten der vorangehenden Zone IV sowohl in Va als auch in Vb (ähnlich auch in Boos!). Zu Vb möchten wir die Proben 810—780 cm mit den ersten Wärmeliebenden *(Corylus, Quercus)* zählen.

Unser Profil läßt sich im übrigen außerordentlich gut an das von HUMMEL (1949, S. 469) veröffentlichte anschließen. Unsere beiden Proben 790 und 780 cm stimmen gut mit jenen von HUMMEL 796, 788 bzw. 780 cm überein. Ich habe aus der eigenen Bohrung auch noch 2 Proben bei 750 und 700 cm gewählt, die ebenfalls den entsprechenden von HUMMEL glichen. Allerdings möchte ich den unteren Diagrammabschnitt anders einreihen, als es HUMMEL tut. Die Grenze Vb/VI ist meines Erachtens entweder bei 775 cm oder noch etwas höher zu suchen. Der Abschnitt 852—843 cm (Mudde im „Ton") im Diagramm von HUMMEL scheint durch irgendwelche Verlagerungen, mit denen man im Maarkessel jederzeit rechnen kann (vgl. ST., S. 4), zustande gekommen zu sein. Ich selbst habe im Dürren Maar am Holzmaar ein Profil erbohrt, in dessen unteren Abschnitten eindeutig Verrutschungen zu verzeichnen waren. Dieses Profilstück ist deshalb nicht auswertbar.

2. Bemerkungen zu einigen selteneren und besonderen Pollenarten.

Vgl. hierzu auch ST., S. 29ff., insbesondere über *Batrachium*- und *Anemone*-Typ, *Lycopus*-Typ, *Hydrocotyle* (s. a. STRAKA 1954), *Littorella*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cynareae* (= *Cirsium*-Typ), *Rumex acetosella-Oxyria*-Typ. Über *Helianthemum nummularium*- und *oelandicum*-Typ siehe ERDTMAN 1949a, über *Sanguisorba officinalis* VAN DER HAMMEN 1951 und LANG 1952a und b (Abb. !).

Cornus suecica (s. STRAKA 1954) ist in der Birkenparktundra und den Birkenwäldern Lapplands heute weit verbreitet. Es ist anzunehmen, daß sie auch in den Birkenbeständen der Späteiszeit bei uns vorkam. Der erste Nachweis wäre mit unseren beiden Pollenfunden geglückt. Der

Potentilla-Typ i. w. S. (ST., S. 31) läßt sich in 2 Typen unterteilen. Der *Potentilla*-Typ i. e. S. hat ein unregelmäßig verstreutes LO-Muster, während sich beim *Comarum*-Typ (neben *Comarum palustre* auch *Potentilla fruticosa, verna, erecta* u.a.) eine streifige (striate) Anordnung der noch erkennbaren Einzelelemente zeigt. Doch wird eine sichere Abgrenzung erst nach eingehenderem Studium möglich sein (vgl. LANG 1952b). *Centaurea cyanus* (WAGENITZ 1953 sowie dort angeführte Literatur und SCHMITZ 1952a und 1953): Das einzige gefundene Pollenkorn tritt in Zone V b (Präboreal) auf, während die bisherigen Funde, sofern sie nicht in die Zeit der Kulturspektren fallen, nur aus dem Spätglazial bekannt sind. Längeres Ausdauern einzelner vom Wald nicht besiedelter Tuffbodenflecke nach den sehr späten Ausbrüchen in dem Strohner Gebiet kann ihre Erhaltung ermöglicht haben ähnlich wie bei anderen Glazialflorenpflanzen. Bemerkt sei, daß es der erste Fossilfund von *Centaurea cyanus* in der Eifel ist. In meiner früheren Arbeit fand ich sie nur in den Oberflächenproben (ST., S. 9). Cf. *Chrysosplenium* war sicher ein *Saxifragaceen*-Pollenkorn, das mit dem genannten große Ähnlichkeit hat. *Rosales*: Hierunter können auch einzelne *Leguminosen* sein. Eine gründliche Bearbeitung aller Pollentypen dieser Ordnungen steht noch aus.

Salix: Auch in diesem Profil versuchte ich die Artbestimmung (STRAKA 1952 b). Allerdings stellte sich nicht der gleiche Erfolg ein wie in Schalkenmehren (ST., S. 30 und Tabelle 11). Von insgesamt 221 gefundenen *Salix*-Pollenkörnern waren 83 infolge des schlechten Erhaltungszustandes unbestimmbar, 6 gehörten der Gruppe IAa an, 5 zu IAbβ, 6 Stück zu IBaβ und 95 zu IBb. Nur 19 waren vom *pentandra*-Typus, 5 vom *alba*-Typ und 1 vom *daphnoides*-Typ, während ein hexarupates Pollenkorn ganz eindeutig von einer *Salix*-Hybride stammte[1].

Artemisia: Die Artbestimmung (nach STRAKA 1952b, S. 221, vgl. ST., S. 30 und Tabelle 11) brachte folgendes Ergebnis: Insgesamt aus allen Proben 263 *Artemisia*-Pollenkörner, davon unbestimmbare infolge schlechter Erhaltung 167! 66 Stück stammten von *A. campestris*, 21 von *vulgaris*, 5 waren vom Typus *A. pontica* und je 2 vom *A. borealis-spicata*-Typ bzw. cf. *A. norvegica*.

Populus und *Juniperus* waren in wenigen Proben zu finden. Ihre Bestimmung ist ziemlich schwierig, außerdem kann man den Blütenstaub bei ungünstigen Erhaltungsbedingungen leicht übersehen. Wir haben sie daher vorläufig noch unter „cf." geführt. In 2 Proben trat wieder-

[1] Vgl. hierzu FAEGRI, KN., Oh the peri-glacial flora of Jaeren. With notes on the morphology of the *Salix* pollen grain. Norsk Geogr. Tidskr. **14**, 61—76, 1953. Auf meinen Untersuchungen aufbauend wird eine Bestimmungstabelle für 9 arktisch-alpine Arten gebracht. Die Arbeit konnte ich erst nach Fertigstellung des vorliegenden Manuskripts einsehen.

um je 1 *Gramineen*-Pollenkorn von über 43 μ Durchmesser auf (vgl. ST., S. 10), beide jedoch morphologisch nicht zum Getreidetypus gehörig (vgl. ERDTMAN 1944a). Wir möchten wie schon früher (ST., S. 32 und 54) annehmen, daß sie von polyploiden Wildgräsern stammen, die in einem etwas späteren Stadium auf dem „schwierigen" Standort des Tuffneulandes nach dem Ausbruch wuchsen. Inzwischen ist mir eine Arbeit von LÖVE (1949) bekanntgeworden, die meine Hypothese zu stützen geeignet ist. Er stellte nämlich fest, daß Pflanzen, die aus Samen keimten, welche den vulkanischen Dämpfen des Hekla auf Island ausgesetzt waren, einen sehr hohen Anteil Polyploider aufzuweisen hatten. Eine ähnliche Erscheinung nach den Ausbrüchen der Maare ist denkbar.

3. Zur anfänglichen Entwicklung des Maarkessels und seiner Vegetation.

Vgl. Diagramm Abb. 1, Kolonnen III und VIII, sowie Stratigraphie und Makrofossilien.

a) Zone IV, Jüngere Tundrenzeit. Der nach dem 1. Ausbruch vorhandene See begann bald, aber langsam zu verlanden. Das Auftreten von Grobdetritusgyttja ab 890 cm mit darin enthaltenen *Menyanthes*-Samen und -Pollenkörnern, *Carex*-Früchten und *Cyperaceen*-Pollen sowie reichlichen Braunmoosstämmchen, aber auch das Verschwinden des *Myriophyllum*-Pollens, bezeugen dies. Die Wasserfläche scheint jedoch nicht völlig zugewachsen zu sein, da man noch vereinzelte *Potamogeton*-Reste und Pollenkörner vom *Batrachium*-Typ feststellt. Die Verlandung setzt also hier schon etwas früher ein als in Schalkenmehren und Mosbruch. Bemerkenswert ist das reichliche Auftreten von Braunmoosen. Die gefundenen Arten sind heute weit verbreitet, bei *Meesea longiseta*, *M. triquetra* und *Cinclidium stygium* handelt es sich nach KOPPE (briefl.) um Arten borealer Waldgebiete, die BERTSCH (1949) in Süddeutschland als subarktische Glazialrelikte bezeichnet. Interessant ist der Fund einer unversehrten Frucht von *Hydrocotyle vulgaris*.

b) Zone V, Vorwärmezeit. Nach dem 2. Ausbruch vernäßte der Maarkessel neuerdings. In der von dem See abgelagerten Mudde fanden sich mehrere *Potamogeton*-Steinkerne sowie Nüßchen von *Batrachium* spec. Solche wurden von mir (ST., Tabelle 7, Abb. bei Fußn. 6) bereits in Schalkenmehren, Mosbruch und Boos gefunden, jedoch nicht erkannt und unter cf. *Rubus* geführt. Die Bestimmung unterstützt übrigens die Funde des Pollens vom *Batrachium*-Typ in allen diesen und dem vorliegenden Profil. Auch der 2. See geht bald in Verlandung über. Die Grobdetritusgyttja über 820 cm enthält aber vor allem anfangs noch zahlreiche Anzeiger offenen Wassers (s. oben!).

Über die folgende Entwicklung vgl. HUMMEL!

Zur pflanzengeographischen und ökologischen Einreihung der bis zur Art bestimmten Reste wäre zu sagen, daß es sich nach OBERDORFER

(1949) und CHRISTIANSEN (1953) vorwiegend um weitverbreitete eurasisch-zirkumpolare bis kosmopolitische Arten handelt. Die *Potamogeton*-Arten sprechen mehr für nährstoffreiches Wasser; die übrigen Arten sind entweder in Flachmooren oder in den Großseggengesellschaften der Verlandungszone zu finden. *Carex inflata* ist nordisch, *C. Hostiana* gemäßigt-kontinental mit nordisch-alpiner Ausbreitungstendenz.

4. Das absolute Alter der beiden Maarausbrüche.

Zur absoluten Datierung spätglazialer (vor allem allerödzeitlicher) Schichten ist neuerdings von seiten der Radiokarbonforschung viel Material zusammengetragen worden (FIRBAS 1953, IVERSEN 1953, ANDERSON, LEVI und TAUBER 1953, FLINT, Vortrag auf dem IV. INQUA-Kongreß in Rom und Pisa 1953). Die nach DE GEERS Untersuchungen angenommenen absoluten Zahlen für die Pollenzonen III und IV scheinen sich dadurch nur wenig zu verschieben. Für die Grenze III/IV ist nach ANDERSON und Mitarbeiter der mittlere Wert von 8920 ($\pm$160) v. Chr. anzusetzen. Die Grenze IV/V ergibt sich aus einer einzigen Messung mit 8350 ($\pm$350) v. Chr. DE GEER gab 8150 v. Chr. an. Wir gehen somit nicht fehl, wenn wir die beiden Ausbrüche wie folgt datieren: 1. Ausbruch: Zweite Hälfte der Jüngeren Tundrenzeit = zweite Hälfte des 9. Jahrtausends v. Chr. (etwa 8400—8300); 2. Ausbruch: (Ende Jüngere Tundrenzeit bis) Anfang der Vorwärmezeit = Ende des 9. Jahrtausends v. Chr. (= etwa 8200—8100).

Über den *genauen* Herkunftsort der beiden Eruptionen ist noch nichts Endgültiges bekannt. Hierüber werden weitere petrographische und geologische Untersuchungen Klarheit bringen können. Ein Hinweis auf das benachbarte Pulvermaar sowie den vulkanischen Römerberg, die außer dem Strohner Maarkessel selbst in Frage kämen, möge vorerst genügen.

Zusammenfassung.

Mit Hilfe der Pollenanalyse werden 2 Ausbrüche im Gebiet des Strohner Maarchens (bei Gillenfeld, Vulkaneifel) datiert. Sie fanden am Ende der Späteiszeit bzw. am Beginn der Nacheiszeit statt. Die späteiszeitliche und vorwärmezeitliche Entwicklung der Vegetation im und um den Maarkessel wird beschrieben. Sowohl nach dem 1. als auch nach dem 2. Ausbruch war ein See im Kessel vorhanden, der bald zu verlanden begann. Nach den Ausbrüchen haben sich infolge des jeweils verschiedenen Klimas verschiedenartige Pioniervegetationen auf dem ausgeworfenen Tuffstaub angesiedelt. Während sie in der Jüngeren Tundrenzeit von der vordringenden Birken-Parktundra abgelöst wurden, übernahm im Präboreal Kiefernwald die Herrschaft.

Literatur.

Ahrens, W., u. K. Steinberg: Jungdiluvialer Tuff im Eichsfeld. Ber. des Reichsamts für Bodenforschung, S. 17—30. Wien 1943. — Anderson, E. C., Hilde Levi, and H. Tauber: Copenhagen Natural Radiocarbon Measurements, I. Science (Lancaster, Pa.) **118**, 6—9 (1953). — Auer, V.: Las capas volcanicas como base de la cronologia postglacial de Fuegopatagonia. Rev. Invest. Agric. **3**, 2, 49—208 (1950). — Bertsch, K.: Moosflora. Stuttgart 1949. — Christiansen, W.: Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. Rendsburg 1953. — De Geer, G.: Geochronologica Suecica Principles. Kungl. svenska Vetenskapsakad. Handl., 3. Ser. **18**, Nr 6 (1940). — Erdtman, G.: Sädeslagens pollenmorfologi. Svensk bot. Tidskr. **38**, 73—80 (1944). — Palynological Aspects of the Pioneer Phase in the Immigration of the Swedish Flora. II. Identification of Pollen Grains in Late Glacial samples from Mt. Omberg, Ostrogothia. Svensk bot. Tidskr. **43**, 46—55 (1949). — Firbas, F.: Das absolute Alter der jüngsten vulkanischen Eruptionen im Bereich des Laacher Sees. Naturwiss. **40**, 54—55 (1953). — Frechen, J.: Die Herkunft der spätglazialen Bimstuffe in mittel- und süddeutschen Mooren. Geol. Jb. **67**, 209—230 (1952). — Frechen, J., u. H. Straka: Die pollenanalytische Datierung der letzten vulkanischen Tätigkeit im Gebiet einiger Eifelmaare. Naturwiss. **37**, 184—185 (1950). — Gullentops, F.: Découverte en Ardennes de minéraux d'origine volcanique de l'Eifel. Acad. Roy. Belg. Bull. Cl. Sci., V. ser. **38**, 736—740 (1952). — Hammen, T. van der: Late-glacial Flora and Periglacial Phenomena in the Netherlands. Leidse Geol. Mededel., deel **17** (1951). — Hummel, Margret: Zur postglazialen Wald-, Siedlungs- und Moorgeschichte der Vordereifel. Planta (Berl.) **37**, 451—497 (1949). — Iversen, J.: Radiocarbon Dating of the Alleröd Period. Science (Lancaster, Pa.) **118**, 9—11 (1953). — Lang, G.: Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Florengeschichte Südwestdeutschlands. Flora (Jena) **139**, 243—294 (1952a). — Späteiszeitliche Pflanzenreste in Südwestdeutschland. Beitr. naturkund. Forschgn. Südwestdtsch. **11**, 89—110 (1952b). — Löve, A.: Mutations at the crater of Hekla in eruption. Proc. 7. Internat. Congr. Genet., S. 621—622, Lund 1949. — Oberdorfer, E.: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. Stuttgart 1949. — Overbeck, F.: Die Moore, 2. Aufl. Das Känozoikum in Niedersachsen, 4. Abt. Geol. und Lagerst. Nieders., Bd. 3. Bremen 1950. — Schmitz, H.: Der pollenanalytische Nachweis der Besiedelung im Küstengebiet. Abh. naturwiss. Ver. Bremen **33**, 57—66 (1952a). — Klima, Vegetation und Besiedelung. Archaeologia geographica **3**, 15—22 (1952b). — Die Waldgeschichte Ostholsteins und der zeitliche Verlauf der postglazialen Transgression an der holsteinischen Ostseeküste. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 151—166 (1953). Straka, H.: Zur spätquartären Vegetationsgeschichte der Vulkaneifel. Arb. Rhein. Landeskunde, H. 1. Bonn 1952a. — Zur Feinmorphologie des Pollens von *Salix* und *Artemisia*. Svensk bot. Tidskr. **46**, 204—227 (1952b). — Die Pollenmorphologie der europäischen *Cornus*-Arten und einiger ähnlicher Pollentypen. Flora (Jena) 1954. Im Druck. — Thorarinsson, S.: Tefrokronologiska studier på Island. Geogr. Annaler **26** (1944). — Laxargljufur and Laxarhaun. A tephrochronological study. Geogr. Annaler **33**, 1—88 (1951). — Wagenitz, G.: Über die Zuverlässigkeit des Nachweises der Kornblume (*Centaurea cyanus* L.) in der Späteiszeit. Naturwiss. **40**, 249 (1953).

Dr. Herbert Straka, Kiel, Düsternbrooker Weg 17, Bot. Inst. d. Univ.

Planta, Bd. 43, S. 472–476 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

POLARITÄTSSTÖRUNGEN BEI PFLANZENZELLEN DURCH ÄTHYLEN.

Von

ERWIN BÜNNING und HELMUT ILG.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. März 1954.)

In vielen Arbeiten sind Wirkungen von Äthylen auf physiologische Prozesse in Pflanzen beschrieben worden. Ein befriedigender Einblick in die Wirkungsweise des Äthylens wurde dabei noch nicht gewonnen (vgl. SÖDING). Die Deutung der Wachstumsbeeinflussungen durch die Annahme einer Auxinaktivierung befriedigt schon darum nicht, weil das Äthylen Wirkungen hat (z. B. das Auftreten von Organverdikkungen), die durch eine Verringerung der Wuchsstoffkonzentration nicht erklärbar sind. Außerdem widersprechen sich die Angaben über die Wirkung des Äthylens auf den Wuchsstoff (vgl. LARSEN); nach einigen Autoren wird die Auxinmenge durch Äthylen überhaupt nicht reduziert, und sogar eine Auxinaktivierung durch Äthylen wurde angegeben.

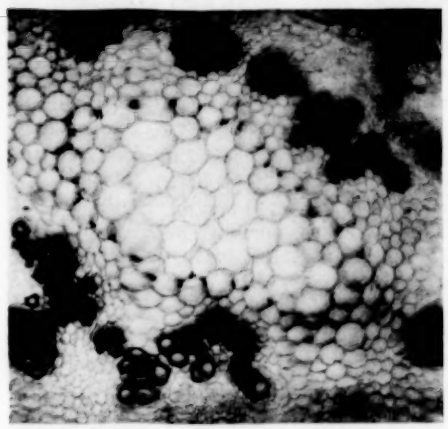


Abb. 1. *Vicia faba*, innere Endodermis eines infolge Äthyleneinwirkung mit 2 Endodermen versehenen Sproßstückes. Querschnitt durch das 1. Internodium (die äußere Endodermis ist nicht mitabgebildet).

Beobachtungen von BORGSTRÖM scheinen einen Quertransport von Wuchsstoff unter dem Einfluß von Äthylen nahezulegen. Die Schwellungen und andere anatomische Veränderungen unter dem Einfluß von Äthylen sprechen vielleicht nicht gerade für einen Quertransport, aber doch für eine normale Beeinträchtigung der Zellpolarität. Diese Störung der Zellpolarität könnte sich sowohl in einer geänderten Wachstumsweise, also in dem Aufgeben der normalen Wachstumsrichtung der Einzelzelle äußern, als auch in einer Störung des normalen polaren Auxintransportes. Es wäre also wohl nicht unbedingt nötig, jene anatomische Besonderheit durch den geänderten Wuchshormonstrom zu

erklären, aber beide Veränderungen könnten doch Folge ein und derselben Störung der cytoplasmatischen Polarität sein.

Eine Störung der Zellpolarität muß eine Beeinträchtigung der Differenzierung sowie einen Rückgang bzw. eine längere Erhaltung des embryonalen Charakters der Gewebe nach sich ziehen (vgl. v. WETTSTEIN, BÜNNING).

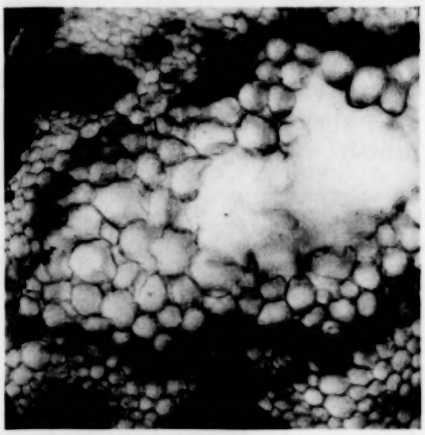


Abb. 2. Markregion aus dem 2. Internodium einer mit Äthylen behandelten Pflanze. In der Endodermis finden sich an Stelle der CASPARYschen Streifen großflächige Membraneinlagerungen.

Auf dieser Basis lassen sich vielleicht einige von uns (Staatsexamensarbeit ILG, Tübingen 1954) beobachtete Einflüsse von Äthylen auf die Gewebebildung im Sproß von *Vicia faba* deuten. Bemerkenswert ist wohl vor allem die Ausbildung von 2 Endodermen unter dem Einfluß des Äthylengases (Abb. 1). Eine Endodermis mit CASPARYschem Streifen kann bei diesem Objekt im Sproß bekanntlich schon durch Verdunklung entstehen. Die 2. Endodermis liegt zwischen den Gefäßbündeln und dem inneren Teil des Marks. Das nach den Gefäßbündeln zu an diese innere Endodermis anschließende Gewebe kann zudem den Charakter des Perizykels annehmen; es vermag nämlich Seitenwurzeln zu bilden, die dann ins Zentrum hineinwachsen (Abb. 6).

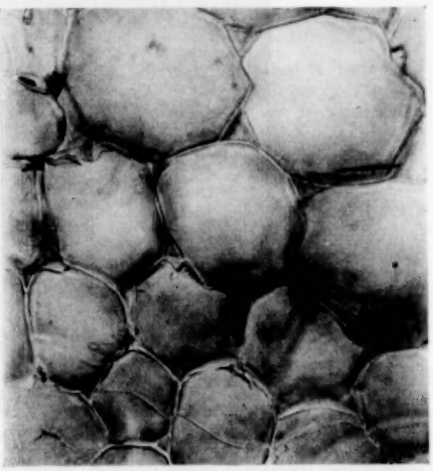


Abb. 3. Ausschnitt aus dem Bereich der in Abb. 2 dargestellten inneren Endodermis, die unregelmäßigen Membraneinlagerungen zeigend. Man sieht außerdem einige neu aufgetretene Teilungen.

Offensichtlich ist also die radiale Polarität der Gewebe stark gestört. Eine Störung der normalen Polarität der Einzelzelle unter dem Einfluß des Äthylengases zeigt sich übrigens auch darin, daß die Endodermiszellen oftmals nicht eine normale Ausbildung des CASPARYschen Streifens an den Radialwänden aufweisen, sondern eine unregelmäßige Kutinisierung an verschiedenen Wandstellen, oft sogar über

mehrere Zellschichten hinwegreichend, auftritt (Abb. 2—4). Die bei einem Polaritätsverlust zu erwartende Embryonalisierung ging gelegentlich so weit, daß nicht nur einzelne Markzellen durch ihre Umwandlung

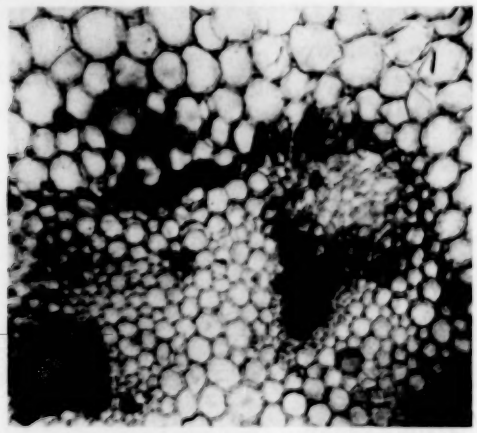


Abb. 4. Das Vordringen der Membranveränderungen über den Bereich der äußeren Endodermis hinausgehend, und zwar ins Rindengewebe hinein, zeigend.

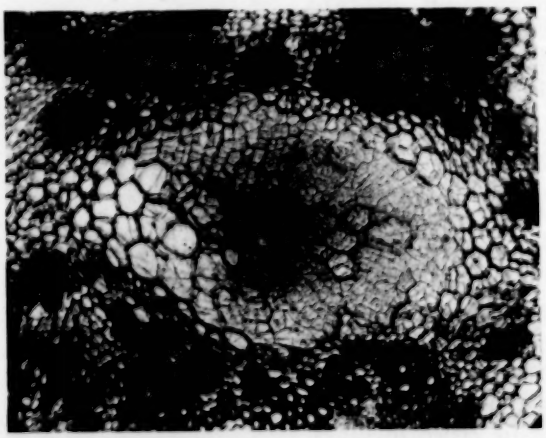


Abb. 5. Innerer Teil des 1. Internodiums einer mit Äthylen behandelten Pflanze. Die ursprünglichen Markzellen sind auf einen kleinen Bereich nach links zusammengedrängt. Der übrige Raum ist durch Massen von Embryonalgewebe angefüllt.

zu Seitenwurzeln bildenden Perizykelzellen einen embryonalen Charakter annahmen, sondern dichte Zellwucherungen entstanden, die die normalen Markzellen weitgehend verdrängten (Abb. 5).

Die beschriebenen Veränderungen traten beim Aufwachsen der Pflanzen in einer Atmosphäre mit etwa 1% Äthylen auf; sie waren dabei auf die basalen Sproßteile beschränkt.

Aus den Beobachtungen darf also geschlossen werden, daß das Äthylen die Zellpolarität teilweise beseitigt und im Zusammenhang damit nicht nur zu einem mehr apolaren Wachstum, sondern auch zu einer längeren Erhaltung bzw. einem Wiederaufleben der Embryonalität führen kann. Diese Embryonalität äußert sich dann entweder im verstärkten Auftreten neuer Organe, nämlich von Seitenwurzeln, oder in ungeordneten Zellwucherungen. Die in anderen Arbeiten beschriebene Förderung der Kallusentwicklung (MOLISCH), der Seiten-

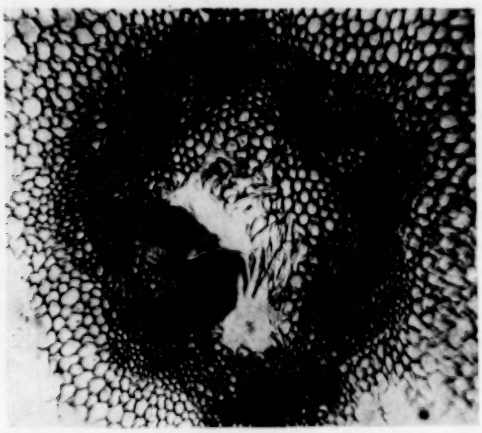


Abb. 6. Gefäßbündelring und Markhöhle aus dem 1. Internodium einer mit Äthylen behandelten Pflanze. Die beiden Endodermen sind im Bild nicht erkennbar. Aus der Region zwischen innerer Endodermis und Leitgewebe sind 2 Seitenwurzelanlagen in die Markhöhle hineingewachsen.

wurzelbildung, der Wurzelhaarentstehung (BORGSTRÖM) und der Spaltöffnungsbildung (KROPFITSCH) unter dem Einfluß von Äthylen fügt sich diesem Bild ein.

Der scheinbare Widerspruch, der darin besteht, daß Äthylen einerseits Wirkungen hat, die denen hoher Wuchsstoffkonzentration entsprechen, andererseits beim Einwirken von Äthylen aber oft sogar eine Verringerung der im Gewebe nachweisbaren Wuchsstoffe deutlich wird, kann sich so aufklären. Hohe Wuchsstoffkonzentrationen müssen, wie schon früher gezeigt wurde (BÜNNING und v. WETTSTEIN, v. WETTSTEIN), ähnliche Effekte haben wie eine Aufhebung der Zellpolarität. Aufhebung oder Störung der Zellpolarität (etwa durch Äthylen) aber bedeutet, daß in der normalen Transportrichtung weniger Wuchsstoff aus dem Gewebe herausdiffundiert und auf diesem Wege nachgewiesen werden kann als bei unbehandelten Geweben.

Zusammenfassung.

Durch Äthylen wird die radiale Polarität im Sproß von *Vicia faba* gestört. Es treten 2 Endodermen, eine davon zwischen den Gefäß-

bündeln und dem inneren Teil des Marks, auf. Auch ein zweites, Seitenwurzeln bildendes Perizykelgewebe entsteht. Die Kutinisierung der Membranen im Bereich der Endodermen kann infolge der gestörten radialen Polarität völlig diffus werden und sich sogar auf Markzellen ausdehnen. Die auch sonst allgemein mit Polaritätsverlust verbundene Embryonalisierung äußert sich in dichten Zellwucherungen im Mark.

Literatur.

Borgström, G.: Theoretical suggestions regarding the ethylene responses of plants and observations on the influence of apple-emanations. Kungl. fysiogr. Sällsk. Lund Förh. **9**, 12 (1939). — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl., S. 188ff. 1953. — Bünning, E., u. D. v. Wettstein: Polarität und Differenzierung an Mooskeimen. Naturwiss. **40**, 147 (1953). — Kropfitsch, M.: Apfelgaswirkung auf Stomatazahl. Protoplasma (Wien) **40**, 256 (1951). — Larsen, P.: Formation, occurence, and inactivation of growth substances. Annual Rev. Plant Physiol. **2**, 169 (1951). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre, S. 104/05. Stuttgart 1952. — Wettstein, D. v.: Beeinflussung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen. Z. Bot. **41**, 199—226 (1953).

Prof. Dr. E. Bünning, Tübingen, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 43, S. 477—494 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CYTOLOGISCHE DIFFERENZIERUNG EINIGER PFLANZENGALLEN*.

Von

EBERHARD WOLL.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. März 1954.)

A. Einleitung.

Die Gallen der Pflanzen, welche auf tierische oder pflanzliche Reize hin entstehen, geben als pathologische Bildungen oft Gelegenheit, das Formbildungsvermögen der Pflanze über das Normale hinaus zu untersuchen. So wurde in den letzten Jahren auch über die cytologische und karyologische Differenzierung der Gallen von einigen Autoren gearbeitet (GARRIGUES 1947, 1950, 1951, TAYLOR 1949, MEYER 1950, 1951a und b, 1952b). Es wird heute vielfach versucht, die spezifische Form- und Strukturbildung mancher differenzierter Kerne mit deren besonderer Funktion zu erklären. In einer früheren Arbeit (WOLL 1954) konnten bestimmte cytologische und karyologische Strukturen von Gallen der Eiche als Ausdruck bestimmter Stoffwechselvorgänge gedeutet werden. Auf Grund dieser Befunde ergab sich die Frage, ob die festgestellten Eigentümlichkeiten nur auf die untersuchten Cynipiden(= Gallwespen)-gallen und auf *Quercus* beschränkt sind, oder ob sie sich auch in anderen Gallen auf anderen Pflanzen finden. Über diese Problemstellung hinaus wurde eine weitere Ausgestaltung bestimmter Phänomene nicht nur in Gallen, sondern auch in normalen Geweben gefunden.

B. Material und Methode.

Um den Vergleich zwischen der Kernstruktur der Gallengewebe und der normaler Zellen möglichst exakt durchführen zu können, wurde stets Material von ein und derselben Pflanze untersucht. Fixierung und Herstellung der Eisencarmin-Quetschpräparate s. WOLL 1954. Da es sich im folgenden meist um sehr diffizile Strukturen handelt, sei ein Wort über die Brauchbarkeit der verwendeten Methode gesagt. Die Fixierung mit Alkoholeisessig und anschließende Färbung mit Carminessigsäure oder Eisencarmin ist heute in der Cytologie für die Untersuchung von Teilungs- und Ruhe- bzw. Arbeitskernen allgemein üblich. „Daß eine gewisse Kritik bei der Auswertung der Carminessigsäurepräparate nötig ist, ist selbstverständlich, gilt aber für jede Untersuchung. Was den Erhaltungszustand der

* Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit, Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS für sein großzügiges Entgegenkommen mit Arbeitsplatz und -gerät, sowie seine fördernde Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen.

Chromosomen während der Teilung wie im Ruhekern (als Chromocentren, Chromonemen) anlangt, so entspricht er allen Anforderungen", schreibt GEITLER (1949). Bedenken könnten bestehen wegen der hydrolytischen Wirksamkeit des säurehaltigen Fixierungsgemisches[1]. Aus diesem Grunde wurde für kommende Untersuchungen auch mit HELLYscher Flüssigkeit (säurefrei, hauptsächlich sublimat- und formolhaltig) fixiert. So wird ein Vergleich zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Fixierungsweisen möglich sein. — Da die hier verwendete Farblösung stark sauer reagiert, liegt in ihr das Carmin als elektropositiv geladener Körper vor (ROMEIS 1948, § 633). Es wird infolgedessen von elektronegativ geladenen Substanzen gebunden und färbt in der Zelle vor allem die ribose- und desoxyribosenucleinsäurehaltigen Strukturen an. Durch die Feulgen-Reaktion werden dagegen nur die letzten gefärbt. Ein Vergleich der Eisencarmin-Quetschpräparate mit eisenhämatoxylin- und feulgengefärbten Mikrotomschnitten rechtfertigte zudem die Verwendung der genannten Quetschmethode. Im allgemeinen dienten Handschnitte zur Orientierung über die Anordnung der verschiedenen Zelltypen in den Gallen. Sie wurden nach einer von LINDEMANN entwickelten Methode angefertigt (unveröffentlicht): Man bringt die fixierten und unter Umständen auch gefärbten Objekte in Acetatkunstseide, welche in Essigsäure oder Carnoy gelöst eine zähflüssige Konsistenz hat. In fließendem Leitungswasser erstarrt die Masse nach einigen Stunden und läßt sich gut mit dem Rasiermesser schneiden.

Wie in der vorhergehenden Untersuchung wurden auch diesmal „Kennziffern" als angenähertes Maß für die relative Größe von Zelle, Kern und Nucleolus verwendet. Es wurde jeweils die größte Länge in beliebigen Einheiten des Okularmikrometers gemessen, sowie die Ausdehnung senkrecht dazu. Beide Zahlen miteinander multipliziert ergeben die Kennziffer. Diese ist also kein eigentliches Volumenmaß, sondern soll nur als eine Größe gelten, welche den wirklichen Verhältnissen angenähert ist und einen Vergleich zwischen den verschiedenen Zelltypen erlaubt. Da es sich dabei durchweg um stark gequetschte Präparate handelt, dürfte kein zu großer Fehler dabei entstehen. Zu den Messungen wurden durchweg nur Zellen mit einem Nucleolus herangezogen. Jede unten angeführte Kennziffer ist das Mittel von 10 beliebig herausgeriffenen Zellen der betreffenden Sorte. Dabei wurden jedoch jeweils gleich viele Zellen der verschiedenen Typen in ein und demselben Präparat gemessen, so daß ein unterschiedlich starkes Quetschen der verschiedenen Präparate die für den Vergleich wichtigen Zahlendifferenzen nicht beeinflußt.

Optik: Ortholux von Leitz mit Apochromaten. Fotografien auf Agepe-Dokumentenfilm mit Leica- und Leitz-Mikroskopaufsatz. Die Mikrofotografien sind durchweg auf das 1100fache vergrößert. Um bestimmte Strukturen abbilden zu können, war es öfters notwendig, das Cytoplasma außer acht zu lassen, so daß es oft heller oder dunkler als in Wirklichkeit erscheint. Die Maßstäbe der anderen Abbildungen werden jeweils angegeben.

C. Beobachtungen.

1. Acer pseudoplatanus L.

Von *Acer pseudoplatanus* aus der Umgebung Freiburgs wurden 3 Blattgallen untersucht. Zunächst seien jedoch die normalen Verhältnisse des Sproßvegetationskegels und der ausdifferenzierten Blätter dargestellt.

[1] Herrn Professor Dr. Dr. H. MARQUARDT danke ich für diesen Hinweis.

a) Normalstadien. Die Mitose zeigt den für partiell heterochromatische Objekte üblichen Ablauf. Das Cytoplasma der meristematischen Ruhezellen der Sproßspitze ist relativ stark angefärbt. Der Kern erfüllt einen sehr großen Teil der Zelle (Abb. 2, Fig. 7). Er weist den für heterochromatische Objekte typischen Chromocentrenbau auf. Die Chromocentren sind intensiv gefärbt und von verschiedener Größe und Form. Sie haben ein beinahe scholliges Aussehen. Untereinander sind sie fädignetzig verbunden. Diese feine Struktur ist nicht immer gleich gut zu sehen und kaum abbildbar. Im Kern befinden sich 1—2 Nucleolen. Sie sind heller gefärbt als die Chromocentren, aber dunkler als die übrigen Kernbestandteile. Findet sich nur 1 Nucleolus, so ist dieser größer. Deutlich sind dann 2 ihm regelmäßig anliegende größere Chromocentren zu sehen. (Sie werden hinfort als „Trabantenchromocentren" bezeichnet.) — Der mittlere Durchmesser einer meristematischen Zelle beträgt etwa 13 μ, der ihres Kernes 8 μ und der des Nucleolus 2 μ.

Bei beginnender Zellstreckung und somit Differenzierung färbt sich das Cytoplasma weniger an. Der Kern nimmt an Größe absolut etwas zu, doch ist sein Volumen im Verhältnis zum Gesamtvolumen der Zelle wesentlich geringer. Die Kernstruktur ist aufgelockerter (Abb. 2, Fig. 8).

Einen ganz entsprechenden Bau zeigen die Kerne der ausdifferenzierten Zellen des ausgewachsenen Blattes. Auch sie haben meist 1 bis 2 Nucleolen. Die Trabantenchromocentren sind gut zu sehen. Die Nucleolen der Epidermiskerne sind recht klein. Noch kleiner sind die der Palisadenzellen. Sie sind oft kaum von den Chromocentren zu unterscheiden. Die Kerne der Leitbündelparenchymzellen (Abb. 2, Fig. 9) und der jungen Siebröhren besitzen oft 4 Nucleolen bzw. 1 größeren und 2 kleinere; sie sind also tetraploid.

Im folgenden sind zum Vergleich die Kennziffern meristematischer Ruhezellen und die von ausdifferenzierten Zellen der Blattepidermis angeführt.

	Zelle	Kern	Nucleolus
Meristematische Ruhezellen	89	35	2,0
Zellen der Blattepidermis	850	48	2,3

Während demnach die Zelle im Verlaufe der Differenzierung ihr Volumen etwa auf das 10fache erhöht, nimmt der Kern bedeutend weniger und der Nucleolus fast gar nicht zu.

b) Ceratoneon vulgare BREMI[1], *hervorgerufen von Eriophyes macrorrhynchus typicus* NAL. *Eriophyes macrorrhynchus typicus* gehört zu den Eriophyiden, d. h. den Gallmilben. Die Tiere überwintern im Schutze von Knospenschuppen u. ä. Wenn im Frühjahr die Knospen zu treiben beginnen, wandern sie zu den jungen

[1] Von alten Autoren wurden die Gallen zuweilen mit ähnlichen Namen belegt wie die Organismen.

Blättern und saugen dort ihre Nahrung aus einer Zelle vorwiegend der Blattunterseite. Nach kurzer Zeit wachsen in einer gewissen Entfernung von der Saugstelle

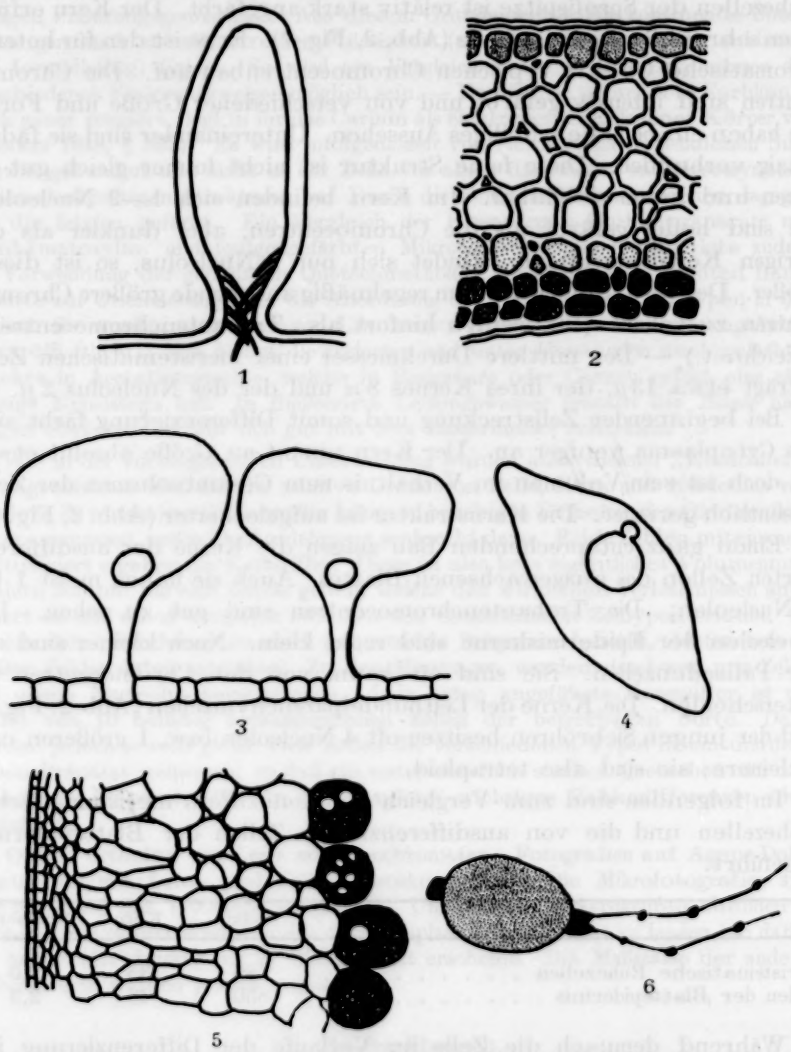


Abb. 1. Blattgallen von *Acer pseudoplatanus*. Fig. 1. Schematischer Längsschnitt durch *Ceratoneon vulgare*, 25mal. Fig. 2. Querschnitt durch *Ceratoneon vulgare*, 300mal (oben = außen). Fig. 3. Zwei Haare eines *Erineum* mit Kern, halbschematisch, 200mal. Fig. 4. Kern einer *Erineum*-Haarzelle, 1400mal. Substanzaustritt aus dem Nucleolus. Fig. 5. Schnitt durch die Wand der *Pediaspis*-Galle. (Buchreproduktion aus KÜSTER 1925). Fig. 6. Nucleolus aus junger *Pediaspis*-Galle mit Trabantenchromocentren und fädiger Doppelstruktur mit homologen Chromocentren, 8000mal.

einige Epidermiszellen zu Haaren aus. Das zwischen ihnen befindliche Blattgewebe tritt sodann in Teilungswachstum ein, und zwar ist dieses gegen die Blattoberseite zu lebhafter: Es entsteht eine lokale Aufwölbung, welche sich dann durch Spitzen-

wachstum und schließlich interkalares Wachstum in die Länge streckt. So bildet sich die hornförmige Gestalt der Galle, die ihr den Namen *Ceratoneon vulgare* eingetragen hat (Abb. 1, Fig. 1). Die unten offene Beutelgalle, deren Eingang durch die Haare geschützt ist, wird bis zu 3 mm lang und ist meist rötlich gefärbt.

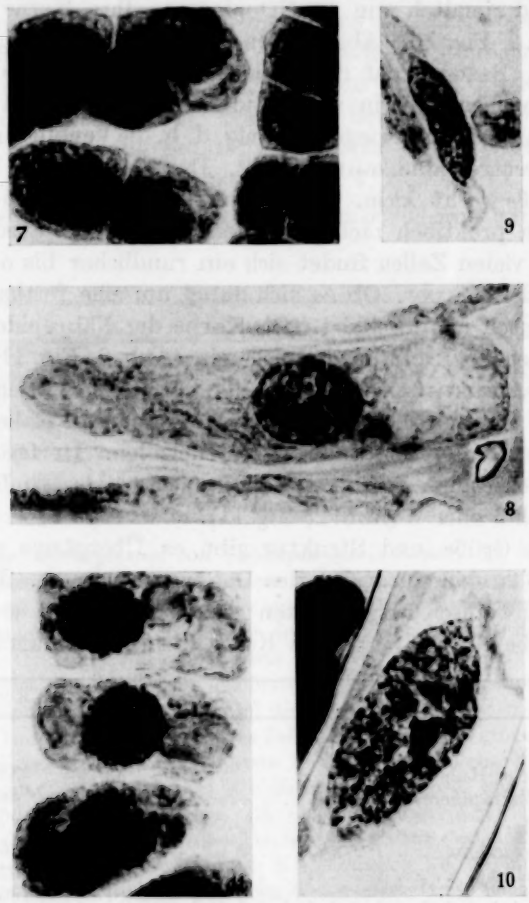


Abb. 2. Fig. 7—9. *Acer pseudoplatanus*, normal. Fig. 7. Meristematische Ruhezellen. Fig. 8. Zelle in Differenzierung. Fig. 9. Kern einer Leitbündelparenchymzelle mit 4 Nucleolen. Fig. 10 und 11. *Ceratoneon vulgare* auf *Acer pseudoplatanus*. Fig. 10. Kern einer Haarzelle. Fig. 11. Nährepidermiszellen.

Ihre Wand ist etwas dicker als die normale Blattspreite und nicht in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert (Abb. 1, Fig. 2). Sie wird von einigen Leitbündeln durchzogen. Die äußere Epidermis weist keine Besonderheit auf. Das Gallenparenchym ist großzelliger. Die einzelnen Zellen sind inhaltsarm und weitgehend abgerundet; sie können in der Längsrichtung auch gestreckt sein. Die innere Epidermis

ist als Nährgewebe ausgebildet. Ihre nicht überdurchschnittlich großen Zellen sind sehr eiweißreich. Auch die angrenzenden Schichten zeigen noch eine Anreicherung an Nährsubstanzen.

Die Haare an der Öffnung der Galle sind einzellig, einfach, langgestreckt und ziemlich arm an Cytoplasma. Ihre Kerne sind spindelförmig (Abb. 2, Fig. 10). Absolut genommen sind sie die größten Kerne dieser Galle. Bezogen auf die Gesamtzelle ist ihr Volumen natürlich gering. Sie weisen auch in wechselndem Maße fädige Strukturen auf, doch ist ihr Aussehen vorwiegend körnig, d. h. die Verbindungen zwischen den Chromocentren sind kaum gefärbt. Der Nucleolus ist im Verhältnis zur Kerngröße recht klein. Die Kerne des Gallenparenchyms unterscheiden sich praktisch nicht von denen normaler ausdifferenzierter Gewebe. In vielen Zellen findet sich ein rundlicher bis ovaler, stärker lichtbrechender Körper. Ob es sich dabei um eine fetthaltige Vacuole handelt, ist noch nicht geklärt. Die Kerne der Nährepidermis nehmen einen bedeutenden Raum in der Zelle ein (Abb. 2, Fig. 11). Hierin wie auch in ihrer Struktur sind sie normalen meristematischen Ruhekernen ähnlich. Ihr Chromatin ist kompakter als das der Gallenparenchymzellen. Sie enthalten ebenfalls 1—2 Nucleolen. In fast allen Nährepidermiszellen findet sich einer der oben geschilderten Inhaltskörper; zuweilen auch 2 oder 3 (Abb. 2, Fig. 11).

Bezüglich Größe und Struktur gibt es Übergänge zwischen den Zellen der Nährepidermis und des Gallenparenchyms. Die folgenden Werte sind an typisch ausgebildeten gemessen. Des besseren Vergleichs wegen sind die Normalwerte (als Kennziffern) nochmals aufgeführt:

	Zelle	Kern	Nucleolus
Normale Pflanze:			
Meristematische Ruhezellen	89	35	2,0
Zellen der Blattepidermis	850	48	2,3
Ceratoneon-Galle:			
Nährepidermiszellen	79	25	2,2
Parenchymzellen	492	62	2,2
Haare	3481	180	3,4

Die Ausmaße der Nährepidermiszellen stimmen demnach weitgehend mit denen normaler meristematischer Zellen überein. Die Zellen des Gallenparenchyms kann man bezüglich ihrer Größenverhältnisse mit normalen Blattepidermiszellen vergleichen, jedoch nimmt ihr Kern relativ etwa doppelt soviel Raum ein. Nucleolen und vor allem Kerne der Haarzellen sind größer als die aller anderen Zellsorten; bezogen auf die sehr große Gesamtzelle ist ihr Volumen eher kleiner.

c) Erineum-Galle, *hervorgerufen von Eriophyes macrochelus* NAL. Hauptsächlich auf der Blattunterseite bilden sich im zeitigen Frühjahr die Filzgallen oder

das *Erineum*. Sie entstehen dadurch, daß in der Nähe der Saugstellen der Gallmilben, in dem hier betrachteten Falle *Eriophyes macrochelus*, einige Epidermiszellen zu Haaren auswachsen, die oben eine kopfförmige Verdickung aufweisen und in ihrer Gesamtheit wie ein Filzrasen aussehen (Abb. 1, Fig. 3).

Die sehr großen Haarzellen (Länge bis 0,2 mm) enthalten nicht viel Cytoplasma und einige Plastiden. Der Kern ist stark angefärbt. Seine Struktur ist fädig-körnig oder noch öfter mehr oder weniger verschwommen. Mit einer einzigen Ausnahme wurde stets 1 großer Nucleolus gefunden. In einigen Fällen, besonders bei (noch ?) relativ kleinen Haaren, war eine kugelig geformte Substanz festzustellen, die offensichtlich aus dem Nucleolus austrat (Abb. 1, Fig. 4).

Die Kennziffern sind — im Vergleich mit den Normalverhältnissen — folgende:

	Zelle	Kern	Nucleolus
Normale meristematische Ruhezellen	89	35	2,0
Normale Blattepidermiszellen	850	48	2,3
Erineum-Haare	4995	151	14,3

Es ist demnach nicht nur ein starkes Wachstum der Zelle, sondern auch von Kern und Nucleolus festzustellen.

d) Blattgalle, *hervorgerufen von Pediaspis aceris* FÖRST. Im Frühjahr treten auf der Unterseite der Blätter von *Acer pseudoplatanus* häufig kugelige, grünliche oder gelbliche Gallen auf, die bis zu 8 mm Durchmesser erreichen können. Jede Galle enthält eine Larvenkammer, in welcher eine Larve der Geschlechtsgeneration der Cynipide *Pediaspis aceris* FÖRST. heranwächst. Die Wand der Galle ist zwar etwa 5mal dicker als das Blatt, im Verhältnis zur Größe der Kammer jedoch recht dünn (Abb. 1, Fig. 5). Auf die kleinzellige Außenepidermis folgt ein vielschichtiges Gallenparenchym, dessen Zellen nach innen zu größer, abgerundeter und dünnwandiger werden. Die innerste Schicht der Gallenwand ist als Nährgewebe ausgebildet. Diese zeichnet sich durch inhaltsreiches und deshalb dunkles Cytoplasma und große Kerne aus. Im Gallenparenchym verlaufen zahlreiche verzweigte Leitbündel. — Im Juli schlüpfen die Gallwespen aus. Nach der Befruchtung legt das Weibchen seine Eier hauptsächlich an die Wurzeln derselben Baumart. Hier entwickeln sich die etwa 6 mm starken einkammerigen Wurzelgallen, aus welchen nach 2 Jahren die nächste Generation der Cynipiden ausschlüpft. (Der Autor, der sie erstmals beschrieben hat, glaubte, die Wurzeln gehörten zu einem *Sorbus*, und nannte die Tiere deshalb *Pediaspis sorbi* TISCHB.) Diese legen ihre parthenogenetisch entstandenen Eier in aufbrechende Blattknospen und geben so den Anstoß zur Entwicklung der hier untersuchten Blattgallen.

Drei Entwicklungsstufen wurden cytologisch bearbeitet. Zuerst seien die Befunde der am weitesten entwickelten Gallen dargestellt. Ihr Durchmesser betrug etwa 4 mm. Es handelt sich also um Formen, die zwar noch nicht restlos ausgewachsen sind, aber doch bereits eine vollständige Differenzierung zeigen.

Die Kerne der Gallenepidermis weisen weitgehend die gleiche Struktur auf wie die normaler Epidermiszellen. Im Gallenparenchym werden nach innen zu nicht nur die — recht inhaltsarmen — Zellen größer, sondern auch die Kerne. Vor allem nimmt die relative Größe des Nucleolus zu. Die Chromocentren sind sehr stark angefärbt und heben sich distinkt ab. Sie nehmen relativ zur Gesamtgröße des Kernes bedeutend weniger Raum ein als bei den meristematischen Ruhekernen. Die fädige Struktur des Chromatins ist deutlicher als im Normalfall (Abb. 3, Fig. 12). Zwischen den größeren Chromocentren sind oft klare Doppelfäden mit zum Teil homologen kleinen Chromocentren zu erkennen. Solche doppelten Strukturen sieht man besonders auch zu den Trabantenchromocentren hinführen. Nucleolen finden sich 1 oder 2 im Kern. Sie sind wesentlich schwächer gefärbt als die Chromocentren und enthalten meist mehrere noch hellere „Vacuolen". Es wurde häufig beobachtet, wie aus dem Nucleolus Substanz in Tropfenform austritt (Abb. 3, Fig. 13). Es kann sich dabei nicht um eine Verwechslung mit Trabantenchromocentren handeln, da diese Gebilde etwa so wie die „Vacuolen" des Nucleolus gefärbt und somit ganz bedeutend heller sind als die Chromocentren. Viermal wurde beobachtet, daß der Kern eine schlauchförmige Einstülpung aufwies, sozusagen einen Gang, der in den Kern hineinführt (Abb. 3, Fig. 13 und 14). — Bei Zellformen, die den gleich zu besprechenden Nährzellen morphologisch schon nahestehen, wurden öfters 2 Nucleolen beträchtlichen Umfangs festgestellt. Die Nährzellen selbst besitzen ein dichtes Cytoplasma, das durch Eisenkarmin sehr kräftig angefärbt ist. Bei denjenigen, die noch nicht die volle Größe erreicht haben, und deren Zellinhalt noch nicht die intensivste Färbung aufweist, wurde folgende merkwürdige Erscheinung beobachtet: Im Kern befinden sich bei den einen 2 große Nucleolen, zuweilen noch ein dritter kleinerer; bei den anderen ist nur 1 Nucleolus im Kern. Dafür liegt aber oft unmittelbar neben dem Kern, unter Umständen auch in einer Einbuchtung von ihm, ein Körper, der die Form eines Nucleolus und eine etwas dunklere Färbung als dieser besitzt (Abb. 3, Fig. 15). In einer 3. Zellsorte liegt weiter ab von dem Kern, der 1 bis 2 Nucleolen enthält, ein Körper, der zuweilen auch noch die Form eines Nucleolus hat, sogar oft die eines Nucleolus, aus welchem Substanz in Tropfenform austritt; oft aber weist das Gebilde ähnliche Lichtbrechungserscheinungen auf wie ein viscoser Flüssigkeitstropfen; in anderen Fällen wieder ist es in mehrere Teile zerbrochen oder befindet sich sichtlich in Auflösung und Resorption (Abb. 3, Fig. 16). Öfters sieht man im Kerngerüst der Zellen, die im Cytoplasma eine der oben beschriebenen Strukturen aufweisen, eine hellere Stelle. Außerdem wurde oft ein Substanzaustritt aus dem Nucleolus festgestellt. — Die voll ausgewachsenen, stark dunkel gefärbten Nährzellen sind nicht nur sehr groß, sie besitzen

auch einen relativ sehr großen Kern und einen verhältnismäßig übergroßen Nucleolus (der bei ihnen stets in Einzahl vorliegt). Die Kern-

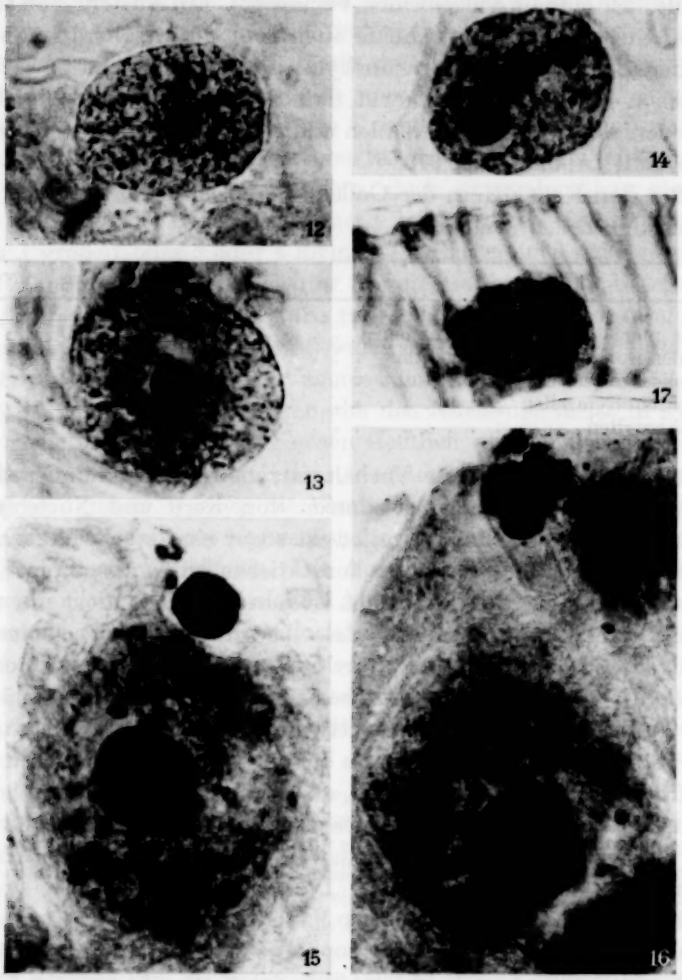


Abb. 3. Blattgalle von *Pediaspis aceris* auf *Acer pseudoplatanus*. Fig. 12. Kern einer Parenchymzelle. Fig. 13. Kern einer Parenchymzelle mit Austritt von Nucleolarsubstanz und „Gang" (links). Fig. 14. Kern einer Parenchymzelle mit „Gang". Fig. 15 u. 16. Kern einer Nährzelle; darüber ein aus ihm ausgestoßener (?) Körper. Fig. 17. Kern einer prospektiven Tracheide.

grenze ist unscharf. Das Chromatin ist aufgelockert und wenig distinkt. Zuweilen sind jedoch auch hier Chromosomen deutlich sichtbar. Je größer und dunkler die Nährzelle ist, um so verwaschener sind die Konturen des Chromatins. Die Chromocentren sehen dann aus wie kleine dunkle Nucleolen mit Vacuolen. Bei ganz großen und stark gefärbten

Formen sind Chromatinfäden und Chromocentren völlig verschwommen. Der übergroße Nucleolus ist viel dunkler als der der übrigen Zellsorten der Galle. Er enthält viele kleine „Vacuolen". Ein Austritt von tropfenförmiger Substanz aus ihm wurde auch beobachtet, allerdings seltener als in den Zellen des Gallenparenchyms und den nicht ausgewachsenen Nährzellen. — Es sei kurz bemerkt, daß die prospektiven, noch lebenden Tracheiden relativ kleine Nucleolen und eine mehr gekörnte Kernstruktur besitzen (Abb. 3, Fig. 17).

Außer den Kennziffern der Gallenzellen seien zum Vergleich wieder die normaler Zellen angeführt.

	Zelle	Kern	Nucleolus
Normale meristematische Ruhezellen	89	35	2,0
Zellen der normalen Blattepidermis	850	48	2,3
Gallenepidermiszellen	550	50	3,1
Gallenparenchymzellen	6065	222	8,0
Gallennährzellen	6456	1505	517

Wie ersichtlich, sind die Verhältnisse bei den Epidermiszellen der Galle nur ganz geringfügig zugunsten von Kern und Nucleolus verschoben. Bei den Parenchymzellen ist sogar eine starke Verschiebung nach der anderen Seite hin zu konstatieren trotz absoluter Größenzunahme. Der Kern der Nährzellen ist nun allerdings nicht nur absolut sehr groß, sondern auch relativ; dasselbe gilt für den Nucleolus.

Jüngere Gallen von 2 mm Durchmesser sind durchweg noch nicht so stark differenziert. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Zellsorten sind geringer. Ein Austritt von Nucleolarsubstanz ist auch hier zu beobachten. Bedeutend öfter als bei der zuerst beschriebenen älteren Galle finden sich junge Nährzellen, die noch 2 große Nucleolen besitzen.

Eine Galle von 1 mm Durchmesser zeigt eine noch geringere Differenzierungsstufe. Es sind noch kaum Unterschiede zwischen den Zellen verschiedener Schichten zu sehen. Die Kernstrukturen gleichen denen normaler differenzierter Zellen. Die Fadenstruktur des Kerngerüstes ist deutlich. Oft ist sie auch klar als doppelt zu erkennen. Von eventuellen Eiweißgerinnseln unterscheidet sie sich durch die „homologen Chromocentren", welche an klar analysierbaren Stellen, besonders in der Nähe des Nucleolus, zu sehen sind (Abb. 1, Fig. 6). An Nucleolen finden sich ein großer oder ein größerer und ein kleinerer bis zu zwei größeren. In ihnen ist zuweilen eine kleine Vacuole zu sehen. Ein Austritt von Nucleolarsubstanz wurde nur selten beobachtet, kommt aber immerhin vor.

2. *Scrophularia canina* L.

Die untersuchten Exemplare stammen von einem Standort am Burgberg in Burkheim am Kaiserstuhl.

a) Normaler Kernbau. Da an der noch zu besprechenden Galle nur der Fruchtknoten beteiligt ist, sei auch die Darstellung der normalen Kernverhältnisse auf die Zellen des Fruchtknotens beschränkt. Weil es sich um ein praktisch euchromatisches Objekt handelt, ist das Kerngerüst sehr schwach angefärbt. Trotz der langen Einwirkungsdauer des Eisenkarmins sind nur gelegentlich netzige bis feinfädige Strukturen zu erkennen. Regelmäßig geformte Kristalloide, wohl von Eiweiß, wie sie ähnlich auch von anderen Autoren angegeben werden, wurden selten gefunden. Häufiger ebenso gefärbte, doch unregelmäßiger gestaltete Stellen im Kern. Der Kern enthält meist 2 tief dunkel gefärbte Nucleolen, seltener 1 großen, oder 3 oder 4 kleine. Im allgemeinen weisen sie einige kleine Vacuolen auf. Die oben nur für die Gallengewebe beschriebene Ausstoßung von Nucleolarsubstanz trat nun hier auch in dem normalen Fruchtknotengewebe auf. Sehr oft wurden rundliche Körper festgestellt, die in Form und Farbe wie die Vacuolen im Nucleolus aussahen (Abb. 4, Fig. 18). Von den Chromocentren, die den Nucleolen meist in Zweizahl anliegen, und die in einigen Kernen deutlich als längliche Gebilde zu sehen sind, unterscheiden sich die „ausgetretenen Vacuolen" in Gestalt und Farbe. Zudem wurden die beschriebenen Körper auch in solcher Größe gefunden, daß eine Verwechslung mit den kleinen Chromocentren schon deshalb unmöglich ist. Die Ausstoßung von Nucleolarsubstanz kann schließlich in einem solchen Ausmaße vor sich gehen, daß man geradezu von einem Zerfall des Nucleolus sprechen kann (Abb. 4, Fig. 19). In einigen dieser Kerne fanden sich auch viele kleine Nucleolen, die wohl die Zerfallsprodukte darstellen (Abb. 4, Fig. 20). (Diese zuletzt genannten Kerne sind keineswegs größer als die anderen, so daß kein Verdacht auf Polyploidie besteht.)

b) Blütengalle, hervorgerufen von *Asphondylia spec.* Die Larve einer Art der Gallmücke *Asphondylia* lebt in dem Fruchtknoten von *Scrophularia canina.* Die betreffende Blüte fällt dadurch auf, daß sie wesentlich größer ist als die normalen und geschlossen bleibt. Die Staubgefäße können zu unregelmäßig gestalteten Staminodien umgebildet sein, die etwa einem fleischigen Blättchen gleichen. Die Wand des Fruchtknotens, welche ja die Larvenkammer bildet, ist verdickt. Die Innenfläche ist mit einem Pilzmycel ausgekleidet. Ein solches findet sich bei mehreren Mückengallen. Im vorliegenden und den meisten anderen Fällen wurden in den Wirtszellen keine Haustorien gefunden. Dagegen konnte MEYER (1952a) ein intracelluläres Vorkommen des Pilzes zeigen. Zu der umstrittenen Frage, ob der Pilz mit der Galle in Symbiose lebt oder sich nur saprophytisch etwa von den Abfällen der Larve ernährt, vergleiche die von MEYER zitierte Literatur sowie das Kapitel über „Verpilzte Mückengallen" von ROSS (1932). Dort finden sich auch Angaben über die im einzelnen noch unbekannte Eiablage der Mücken, die aus den verpilzten Mückengallen geschlüpft sind.

Die Zellen des Fruchtknotens, also die der Wand der Larvenkammer, interessieren in dem Zusammenhang dieser Arbeit besonders. Ihre Kerne haben dieselbe Größe und dasselbe Aussehen wie die eines

normalen Fruchtknotens. Auch in der Galle ist oft ein Austreten von Nucleolarsubstanz beobachtet worden, doch handelt es sich hier stets um kleinere Mengen in Kugelform (Abb. 4, Fig. 21 und 22). Ein Zerfall des Nucleolus konnte nicht festgestellt werden. Zuweilen liegen die Nucleolen unmittelbar am Rand des Kernes und scheinen diesen manchmal sogar etwas auszubuchten.

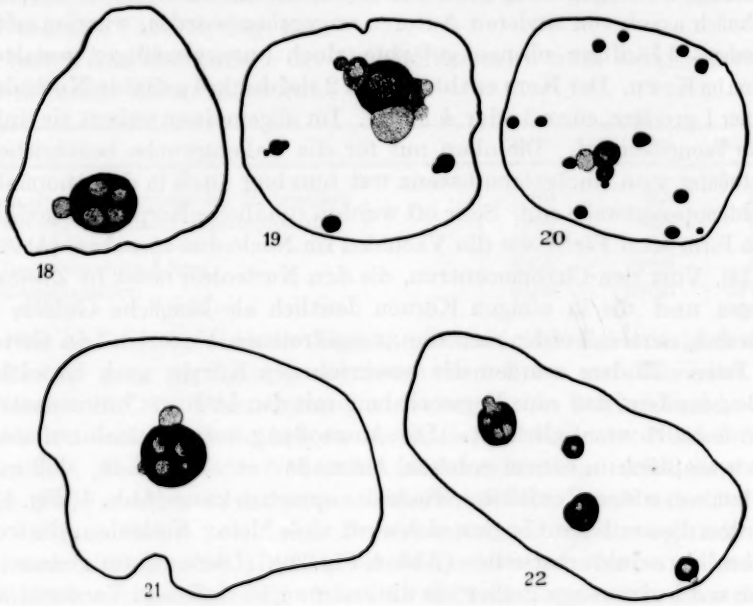


Abb. 4. *Scrophularia canina*. Fig. 18—20. Kerne aus dem normalen Fruchtknotengewebe, 2500mal. Nucleolen mit „Vacuolen" und Substanzaustritt; Nucleolenzerfall. Fig. 21 und 22. Kerne aus der Blütengalle von *Asphondylia* spec., 2500mal. Nucleolen mit „Vacuolen" und Substanzaustritt.

D. Diskussion.

Bei der Untersuchung der normalen Kerndifferenzierung in einigen hier interessierenden Geweben von *Acer pseudoplatanus* wurde die Feststellung gemacht, daß zumindest ein Teil der Kerne von jungen Siebröhren und Leitbündelparenchymzellen vermutlich tetraploid ist. Statt der sonst stets gefundenen 1—2 Nucleolen waren nämlich 3—4 festzustellen (Abb. 2, vgl. Fig. 9 mit Fig. 7). Da nun normalerweise wohl sehr oft ein Verschmelzen von Nucleolen stattfindet, aber keine Zerteilung, ist hieraus auf eine größere Zahl von SAT-Chromosomen zu schließen, die ja an ihrer sekundären Einschnürung den Nucleolus bilden. Genau genommen kann man also annehmen, daß der Chromosomenbestand dieser Kerne mindestens tetraploid ist, obwohl sie sich in ihrer Größe kaum von den diploiden unterscheiden.

Eine Reihe von Befunden, die in einer früheren Arbeit an Cynipidengallen auf *Quercus* erhoben wurden, konnte hier an anderen Objekten bestätigt werden. Für deren ausführlichere Diskussion sei deshalb auf Woll (1954) verwiesen. An dieser Stelle wird nur kurz auf die wichtigsten Daten hingewiesen:

Im Verlaufe der Differenzierung wächst das Zellvolumen beträchtlich, während der Kern nicht in demselben Ausmaße an Größe zunimmt, und der Nucleolus sein Volumen nicht oder nur wenig verändert. Noch deutlicher als durch die Kennziffern selbst kommt das zum Ausdruck, wenn man die der Zelle jeweils = 100 setzt und die anderen Größen darauf bezieht (Tabelle 1). Eine Ausnahme stellen nur die Nährepidermiszellen des *Ceratoneon* und vor allem die Nährzellen der *Pediaspis*-Galle dar. Besonders bei den letzten sind Kern und Nucleolus nicht nur absolut sehr groß, sondern auch bezogen auf das Zellvolumen. Diese Erscheinung steht wohl damit in Zusammenhang, daß es außer den meristematischen Zellen die Zellen der Nährschichten sind, in denen sich die regste Eiweißsynthese abspielt.

Dieselbe Tatsache ist auch für die intensive Anfärbung der meristematischen und der Nährzellen verantwortlich zu machen. Wo nämlich viel Eiweiß aufgebaut wird, finden sich stets auch größere Mengen von Nucleinsäuren, welche die dunkle Färbung verursachen.

Die zarte fädige Struktur, welche die Chromocentren verbindet und in den meristematischen Ruhekernen nur sehr undeutlich zu erkennen ist, läßt sich in vielen Arbeitskernen vor allem der *Pediaspis*-Galle eindeutig beobachten (Abb. 1, Fig. 6; Abb. 3, Fig. 12 und 13). Es muß sich

Tabelle 1. *Verhältnis der Größe von Zelle, Kern und Nucleolus in verschiedenen Geweben von Acer pseudoplantanus.*

In Klammer: Kennziffer. Ohne Klammer: Verhältniszahlen (abgerundet); Kennziffer der Zelle jeweils = 100 gesetzt.

	Zelle	Kern	Nucleolus
Normale Stadien.			
Meristematische Ruhezellen	(89) 100	(35) 39	(2,0) 2,2
Zellen der Blattepidermis.	(850) 100	(48) 6	(2,3) 0,3
Ceratoneon-Galle.			
Nährepidermiszellen	(79) 100	(25) 32	(2,2) 5,6
Parenchymzellen.	(492) 100	(62) 12	(2,2) 0,5
Haare	(3481) 100	(180) 5	(3,4) 0,1
Erineum-Galle.			
Haare	(4995) 100	(151) 3	(14,3) 0,3
Blattgalle von *Pediaspis*.			
Epidermiszellen	(550) 100	(50) 9	(3,1) 0,6
Parenchymzellen.	(6065) 100	(222) 4	(8,0) 0,1
Nährzellen	(6456) 100	(1505) 23	(517,0) 8,0

dabei um die Chromonemen handeln, welche die Chromomeren verbinden. Ob es sich bei den beiden nebeneinanderlaufenden Fäden mit homologen Chromomeren um die beiden homologen Chromosomen handelt (welche dann gepaart wären, was unwahrscheinlich ist), oder ob sie vielmehr die Chromatiden ein und desselben Chromosoms sind, ist letztlich nicht geklärt. Offen bleibt auch noch, ob der sichtbare Chromosomenverlauf durch Entquellung oder eine Vermehrung der chromatischen Substanz zustande kommt.

In den großen Kernen der umfangreichen eiweißhaltigen Nährzellen der *Pediaspis*-Galle ist die Struktur der Chromosomen undeutlich. Auch die sehr großen Chromocentren sind nicht scharf konturiert. Je größer Zelle, Kern und Nucleolus sind, um so mehr ist im allgemeinen die Struktur aufgelockert und verwischt. Etwas weniger ausgeprägt, doch immer noch sehr deutlich findet sich dasselbe bei den Haaren der Filzgalle. Dieses Verhalten der Chromocentren kann als ein Homologon zu dem Zerstäubungs- oder Dekondensationsstadium angesehen werden, wie es von dem Kernteilungsablauf partiell heterochromatischer Objekte bekannt ist. TSCHERMAK-WOESS und HASITSCHKA (1953) haben gefunden, daß bei der Endomitose sich die Chromocentren auflockern. DEUFEL (1954) beobachtet in sezernierenden Zellen (Drüsenhaaren, Sekretzellen), daß die Chromocentren in der Endoprophase zerstäuben, in der Endometaphase wieder stark vergrößert sichtbar werden. Da die Auflockerung der Chromocentren bei den Gallen in auffallend großen Kernen auftritt, ist auch hier das Vorliegen endomitotischer Vorgänge anzunehmen. — Andererseits findet sich diese Erscheinung immer wieder in Kernen von Zellen mit reger Eiweißsynthese und könnte auch mit ihr in einem engen Zusammenhang stehen. Nach der Ansicht der CASPERSSON-Schule (CASPERSSON 1950) kommt dem Heterochromatin etwa die Funktion eines Steuerungsmechanismus des Cytoplasmaproteinaufbaus zu. Ist es stark beansprucht, so lockert sich seine Struktur auf, und es gewinnt somit eine große physiologisch wirksame Oberfläche.

Das Gegenteil scheint in den Haarzellen des *Ceratoneon* und den prospektiven Tracheiden der Fall zu sein (Abb. 2, Fig. 10; Abb. 3, Fig. 17). In diesen Zellen handelt es sich nicht um die Synthese von Eiweiß, sondern den Aufbau großer Mengen von Cellulose. An diesem Vorgang scheinen die heterochromatischen Chromocentren weniger beteiligt zu sein; sie sind klein, distinkt und kompakt. Auch der Nucleolus ist hier sehr klein. Bei den *Ceratoneon*-Haaren hat er im Verhältnis zur Gesamtzelle das kleinste Volumen (Tabelle 1). Diese Tatsache findet ihre Erklärung ebenfalls darin, daß die Größe des Nucleolus in einem engen Zusammenhang steht mit dem Proteinstoffwechsel.

In den Haarzellen der Filzgalle, den Parenchym- und Nährzellen der Blattgalle von *Pediaspis* auf *Acer pseudoplatanus*, sowie in den

Zellen der Blütengalle von *Asphondylia* auf *Scrophularia canina* wurde oft ein Austritt von Substanz aus dem Nucleolus in Form kleiner, etwa kugelförmiger Gebilde beobachtet (Abb. 1, Fig. 4; Abb. 3, Fig. 13; Abb. 4, Fig. 21 und 22). Sie wiesen dieselbe Färbung auf wie die in den Nucleolen auftretenden „Vacuolen". Es liegt also die Vermutung nahe, daß diese keine eigentlichen Vacuolen sind, sondern bestimmte Stoffausscheidungen, die dann vom Nucleolus in den Kern abgegeben werden. Mit Ultraviolett-Absorptionsmethode wurde ein Gefälle, also offensichtlich eine Wanderung basischer Eiweiße vom Nucleolus zur Kernmembran hin festgestellt in solchen Zellen, in deren Cytoplasma eine lebhafte Eiweißsynthese stattfindet (Caspersson 1950). Es steht demnach zu vermuten, daß es sich bei den austretenden Körpern um ähnliche, am Proteinaufbau beteiligte Stoffe handelt, die infolge des großen Bedarfs in morphologisch feststellbarer Menge austreten. In Kernen der *Scrophularia*-Blütengalle lagen die Nucleolen auch oft unmittelbar an der Kernmembran. Eine solche Anordnung erleichtert natürlich den Stoffaustausch mit dem Cytoplasma ungemein. — Die austretenden „Nucleolusvacuolen" wurden bei einer Mückengalle (*Scrophularia*), einer Milbengalle (*Acer*) und einer Cynipidengalle (*Acer*) festgestellt. Sie wurden nicht gefunden bei dem durch Gallmilben verursachten *Ceratoneon* auf *Acer*. Dagegen waren sie bei den Cynipidengallen der Eiche (Woll 1954) häufig zu beobachten. Ihr Auftreten schien also zunächst bei den Pflanzen eine Eigentümlichkeit gewisser Gallengewebe zu sein. Nun wurde in den Zellen des normalen Fruchtknotens von *Scrophularia* dasselbe gefunden (Abb. 4, Fig. 18). Hier scheint sich der Vorgang zuweilen sogar in solcher Intensität abzuspielen, daß es geradezu wie ein Zerfall des Nucleolus aussieht (Abb. 4, Fig. 19), dessen Teile sich dann in großer Zahl im Kern finden können (Abb. 4, Fig. 20). Ganz ähnliche Bilder hatte Lindemann (unveröffentlicht) beim Pollen von *Bellavalia romana* und der Meiosis von *Agapanthus* spec. gesehen.

In Nährzellen der Blattgalle von *Diplolepis quercus-folii* L. auf *Quercus* war der Übertritt solcher oben beschriebenen Körper vom Kern in das Cytoplasma beobachtet worden (Woll 1954). Sie waren wesentlich kleiner als die Nucleolen. Nun fand sich diesmal bei den Nährzellen der *Pediaspis*-Blattgalle auf *Acer* eine Reihe von (oben beschriebenen) Bildern, die sich folgendermaßen deuten lassen: Ein ganzer Nucleolus tritt aus dem Kern in das Cytoplasma aus (Abb. 3, Fig. 15). Zuweilen ist die verlassene Stelle im Kern noch an ihrer helleren Färbung kenntlich. Im Cytoplasma zerfällt der ausgestoßene Nucleolus und wird resorbiert, wohl auch im Rahmen der Eiweißsynthese (Abbildung 3, Fig. 16). Es sei jedoch eigens betont, daß diese Deutung vorläufig rein hypothetischen Charakter hat und noch auf manche Schwierigkeiten stößt.

Eine lokale Eröffnung der Membran eines Arbeitskerns ist außer dem oben erwähnten Fall der *Diplolepis*-Galle auch sonst schon beobachtet worden. So hat sie vor allem FREDERIC (1951) bei der Lebenduntersuchung von Hühnchenembryogeweben im hängenden Tropfen mittels Phasenkontrastverfahrens gesehen: „Diese (die Kernmembran) kann in der Tat örtlich verschwinden, der Nucleolus tritt anscheinend unmittelbar in Beziehung zu den Chondriosomen."

In der Blattgalle von *Pediaspis* wurde einigemal ein in den Kern hineinführender, unverzweigter Gang verschiedener Länge gefunden (Abb. 3, Fig. 13 und 14). Es ist daran zu denken, daß auch dies eine Oberflächenvergrößerung im Dienste einer gesteigerten stoffwechselphysiologischen Aktivität ist, wie sie bei Gallen vielfach vorkommt. Sogar morphologisch ähnliche Bilder zeigen die von v. GUTTENBERG (1909) untersuchten Kerne verschiedener *Synchytrium*-Gallen. Hier weist der Kern sogar ganze zum Teil verzweigte Kanalsysteme auf. Auch diesmal — wie im Falle der ausgestoßenen Nucleolarsubstanz — zeigen also Gallen verschiedenster Herkunft die gleiche karyologisch-morphologische Differenzierung, die der gleichen Funktion entspricht.

Zusammenfassung.

1. Die Cytologie folgender Gallen wurde untersucht und mit den entsprechenden normalen Verhältnissen verglichen: *Ceratoneon vulgare* BREMI von *Eriophyes macrorrhynchus typicus* NAL. auf Blättern von *Acer pseudoplatanus* L., *Erineum* von *Eriophyes macrochelus* NAL. auf Blättern von *Acer pseudoplatanus* L., Blattgalle von *Pediaspis aceris* FÖRST. auf *Acer pseudoplatanus* L. und Blütengalle von *Asphondylia* spec. auf *Scrophularia canina* L.

2. Einige Befunde, die in einer früheren Arbeit (WOLL 1954) an 4 Cynipidengallen auf *Quercus* gewonnen wurden, konnten bestätigt und somit ihre allgemeinere Gültigkeit erwiesen werden:

a) Im Verlaufe der normalen Differenzierung und noch mehr der Gallbildung verschieben sich infolge des Zellwachstums die Volumenverhältnisse zuungunsten des Kerns und vor allem des Nucleolus. Eine Ausnahme stellen die Nährzellen der Gallen dar, deren Kerne und Nucleolen jeweils relativ sehr groß sind. Der Grund hierfür liegt wohl in der regen Eiweißsynthese der Nährgewebe.

b) Das Cytoplasma der Nährzellen läßt sich wie das meristematischer Zellen intensiv anfärben. Es ist dies auf den Gehalt an Ribonucleinsäure zurückzuführen.

c) Die Kerne mancher Gallengewebe zeigen eine fädige Struktur, welche im normalen Ruhekern nur gelegentlich und schlecht sichtbar ist. Oft sind nebeneinander herlaufende Doppelfäden mit homologen Chromocentren deutlich zu erkennen. Es handelt sich dabei entweder

um die Chromonemata oder um die Chromatiden mit den Chromomeren.

d) In den Kernen der Nährzellen mit abnorm großen Nucleolen sind die Konturen der Chromocentren unscharf; zuweilen ist das ganze Chromatin strukturlos verschwommen. Diese Auflockerung der Chromocentren kann als Zerstäubung des Heterochromatins im Verlauf der Endomitose angesehen oder aber als Oberflächenvergrößerung in Zusammenhang mit ihrer gesteigerten Aktivität im Eiweißstoffwechsel gemäß CASPERSSON gedeutet werden.

e) Die nur kleine Nucleolen besitzenden Kerne von prospektiven Tracheiden und bestimmten Haarzellen haben klar abgesetzte Chromocentren. Diese scheinen, ebenso wie der Nucleolus, keine besondere Rolle bei der Cellulosesynthese zu spielen.

f) Viele Nucleolen der *Pediaspis*-Blattgalle, der Filzgalle auf *Acer* und der *Asphondylia*-Blütengalle auf *Scrophularia* zeigen einen Austritt von Substanz in einer Form und Färbung, die ganz denen der „Nucleolusvacuolen" gleichen.

3. Dieser Vorgang wurde nun auch in Zellen des normalen Fruchtknotens von *Scrophularia canina* gefunden, und zwar oft in einem solchen Ausmaße, daß es nach einem Zerfall des Nucleolus aussah, und die Zerfallsprodukte als viele kleine Nucleolen im Kern lagen. Der Austritt von Nucleolarsubstanz scheint allgemein mit regem Eiweißstoffwechsel in der Zelle verknüpft zu sein.

4. In jungen Nährzellen der *Pediaspis*-Galle liegt oft ein Körper, der wie ein aus dem Kern ausgestoßener Nucleolus aussieht und offenbar vom Cytoplasma resorbiert wird. Wenn es sich wirklich um Nucleolen handelt, ist die Erklärung für ein solches Verhalten ebenfalls in der intensiven Eiweißsynthese der Nährzellen zu suchen.

5. Einige wenige Kerne von Zellen der *Pediaspis*-Galle weisen eine tiefere gangförmige Einstülpung der Kernmembran auf, die wohl als Oberflächenvergrößerung im Dienste regeren Stoffwechsels angesehen werden darf.

6. In den zum Vergleich untersuchten normalen ausdifferenzierten Blättern von *Acer pseudoplatanus* scheint zumindest ein Teil der jungen Siebröhren und Leitbündelparenchymzellen tetraploid zu sein.

Literatur.

CASPERSSON, T. O.: Cell growth and cell function. New York: Norton 1950. — DEUFEL, J.: Zytologische Untersuchungen an sezernierenden Zellen. Naturwiss. **41**, 41—42 (1954). — FREDERIC, J.: Rapports de la membrane nucléaire avec les nucléoles et les chondriomes. — Étude sur le vivant en contraste de phase. C. r. Soc. Biol. Paris **145**, 1913—1916 (1951). — GARRIGUES, R.: Aperçu sur les modifications anatomiques et cytologiques observées dans les zoocécidies. Bull. Soc. bot. France **94**, 115—116 (1947). — Sur un type particulier de noyau trouvé dans des hyménoptérocécidies. C. r. Acad. Sci. Paris **231**, 984—986 (1950). —

Recherches sur les cécidies le cancer et l'action des carbures cancérigènes sur les végétaux. Thèse Science, Lyon, 1951. — Geitler, L.: Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchung. Wien: Springer 1949. — Guttenberg, H., v.: Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jb. wiss. Bot. **46**, 453—477 (1909).— Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena: Gustav Fischer 1925. — Meyer, J.: Gigantisme nucléolaire et cécidogenèse. C. r. Acad. Sci. Paris **231**, 1333—1335 (1950). — Observations cytologiques sur la succion de la fondatrice d'*Adelges Abietis* Kalt. sur *Picea excelsa* L. et la différenciation d'un tissu nourricier primaire par métaplasie. C. r. Acad. Sci. Paris **233**, 631—633 (1951a). — Origine maternelle des principaux tissus et du plastème nourricier des galles larvaires d'*Adelges Abietis* Kalt. sur *Picea excelsa* Lk. C. r. Acad. Sci. Paris **233**, 886—888 (1951b). — Cécidogenèse de la galle de *Lasioptera Rubi* Heeger et rôle nourricier d'un mycélium symbiotique. C. r. Acad. Sci. Paris **234**, 2556—2558 (1952a). — Dédifférenciation cellulaire et clivage des chondriocontes lors de l'évolution des cellules nourricières des galles de *Diastrophus Rubi* Htg. sur la ronce. C. r. Acad. Sci. Paris **234**, 463—464 (1952b). — Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibniz 1948. — Ross, H.: Praktikum der Gallenkunde. Berlin: Springer 1932. — Taylor, S. H.: Initiation and development of the gall of *Aylax Glechomae* on *Nepeta hederacea*. Amer. J. Bot. **36**, 222—230 (1949). — Tschermak-Woess, E., u. G. Hasitschka: Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma (Heidelberg) **5**, 574—614 (1953). — Woll, E.: Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen Z. Bot. **42**, 1—29 (1954).

Dr. Eberhard Woll, Staatl. Weinbauinstitut, Freiburg i. Br.,
Stefan-Meier-Str. 21.

Planta, Bd. 43, S. 495—527 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN JAHRESRHYTHMUS UND DIE VERTIKALSCHICHTUNG DES PHYTOPLANKTONS IN WEIHERN*.

Von

HEINRICH NOTHDURFT.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. April 1954.)

I. Einleitung.

Um die Produktion eines Gewässers an pflanzlichem Plankton zu messen, bedient man sich heute der verschiedensten Methoden. Die wohl naheliegendste ist die der Auszählung der Individuen, die in ihrer Genauigkeit manches für sich hat (UTERMÖHL 1925, 1931; WEIMANN 1933, 1934; GRIM 1939; FINDENEGG 1940; BETHGE 1952, 1953). Andere Möglichkeiten bieten die Bestimmung des Trockengewichts der organismischen Substanz (KREY 1950), des Anteils einzelner Elemente wie P und C (GILLBRICHT 1952b) und neuerdings auch des Eiweißgehaltes (KREY 1952a), wobei jene Verfahren, die es ermöglichen, ein heterogenes Plankton auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen, besonders geeignet erscheinen, um verschiedene Gewässer hinsichtlich ihrer Planktonproduktion miteinander zu vergleichen.

Dieses Bemühen, von der artenmäßigen Verschiedenheit des Phytoplanktons unabhängig zu sein, führte noch zu einer weiteren Methode, nämlich der Erfassung des Chlorophyllgehaltes des in einer bestimmten Wassermenge enthaltenen Phytoplanktons. Sie wurde bereits 1916 von JÖRGENSEN und STILES vorgeschlagen, dann von HARVEY 1934 erstmals angewandt und von KREY 1939 zu einer quantitativen Methode verfeinert. GARDINER (1941), GILLBRICHT (1952a) und ATKINS und JENKINS (1953) arbeiteten weiter damit. Die genannten Autoren untersuchten alle das marine Phytoplankton, während am Süßwasser die ersten Arbeiten dieser Art von KOZMINSKI 1935 und 1937 durchgeführt wurden. Weiterhin stellte HANDKE 1939/40 eine Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes des Süßen Sees bei Halle auf und im Jahre 1941 begannen Untersuchungen von GESSNER über den Chlorophyllgehalt zahlreicher Seen Oberbayerns. GESSNER (1944) wies auch nach, daß beim Phytoplankton tatsächlich aus der Chlorophyllmenge — zumindest größenordnungsmäßig — auf die Menge der produzierten

* Die vorliegende Arbeit stellt einen Auszug aus der Dissertation Frankfurt a. M. (1953) dar.

organischen Substanz geschlossen werden kann. Nach GILLBRICHT (1952a) ist allerdings ein Teil des Chlorophylls — wenigstens in Meerwasserschöpfproben — nicht an das Phytoplankton gebunden, sondern mit dem Detritus verhaftet, wodurch eine gewisse Fehlerquelle bei alleiniger Heranziehung des Chlorophyllgehaltes als Maßstab gegeben erscheint.

Da die Chlorophyllbestimmungen im Süßwasser zunächst nur am Plankton von Seen durchgeführt worden waren, erschien es angebracht, solche Untersuchungen auch am Plankton von Weihern anzustellen. Ich habe dies in den Jahren 1951 und 1952 an Weihern des Frankfurter Stadtgebietes getan und damit anscheinend den ersten Versuch unternommen, durch die Erfassung des Chlorophyllgehaltes den Jahresrhythmus und etwaige vertikale Schichtungen und Wanderungen des Phytoplanktons in kleinen Gewässern zu ermitteln.

II. Zur Hydrographie der untersuchten Weiher.

In der Nähe des Botanischen Instituts der Universität liegen in Frankfurt a. M. 3 Weiher, die für die Untersuchungen geeignet erschienen. Es handelt sich dabei um den Großen und Kleinen Weiher im Palmengarten und den Weiher am „Platz der Republik" vor dem Messegelände. Alle drei sind künstlich angelegt und stellen auszementierte Becken dar. Eine Übersicht über die Größenverhältnisse gibt nachstehende Tabelle.

	Fläche qm	Wasserinhalt cbm	Größte Tiefe m
Großer Weiher im Palmengarten . . .	10000	9000	0,9
Kleiner Weiher im Palmengarten . .	2150	1375	0,9
Weiher am „Platz der Republik" . .	5000	6000	1,35

Im einzelnen ergeben sich folgende Unterschiede.

Der Große Weiher im Palmengarten dürfte bis zum Beginn der Untersuchungen etwa 15 Jahre ohne störende Eingriffe gewesen sein, wenn man von Maßnahmen gegen Stechmückenlarven absieht, wie sie nach Kriegsende von der Besatzungsmacht durchgeführt wurden. Er wurde früher von einer nahegelegenen Quelle gespeist, die 1946 versiegte und seitdem nur in sehr nassen Wintern vorübergehend Wasser spendet. Der Zufluß besteht sonst ausschließlich aus Regenwasser, das von den umgebenden Wegen hergeleitet wird. Höhere Pflanzen enthält der Weiher nicht. Auf seinem Grunde hat sich durch hineingefallenes Laub eine Schlammschicht entwickelt, aus der Gasblasen aufsteigen. Der p_H-Wert des Wassers lag im Mai 1952 bei 6,5, im August des gleichen Jahres bei 7,1, ermittelt mit Indicatorpapier.

Der Kleine Weiher im Palmengarten wurde 1945 entschlammt. Es scheinen sich zersetzte Pflanzenteile schneller in ihm anzusammeln,

vermutlich weil er eine kleinere Fläche hat und von den umstehenden Bäumen verhältnismäßig mehr Fallaub empfängt. Gespeist wird der Kleine Weiher einmal durch Regenwasser und dann in den Sommermonaten an den Nachmittagen durch den Abfluß eines Springbrunnens, dem Leitungs- oder Mainwasser zugeführt wird. Als p_H-Werte wurden 6,5 im Mai und 6,9 im August 1952 gemessen. Es traten hier auch Characeen auf.

Der Weiher am „Platz der Republik" wird durch Flußwasser gespeist, das durch ein Absitzbecken mechanisch gereinigt wird. Der Zufluß erfolgt je nach Bedarf durch Inbetriebnahme eines Springbrunnens. Zur Entnahme der darin gezogenen Nutzfische — die beiden anderen Weiher enthielten Goldfische — wurde er im November 1951 nach zweimonatiger Untersuchungszeit abgelassen. Später wurde der Bodenschlamm abgehoben und in einer Ecke des Beckens gestapelt. Nach etwa sechswöchiger Trockenzeit wurde der Weiher Anfang Januar 1952 wieder mit Wasser gefüllt, wobei der Schlammhaufen im Becken verblieb. Der p_H-Wert betrug im Mai 1952 6,3. Im Laufe des August schwankte er bei zahlreichen Messungen zwischen 6,7 und 7,1, wobei anscheinend die oberen Wasserschichten meist den höheren Wert hatten und dieser nach der Tiefe zu etwas abnahm.

III. Die angewandten Methoden.

1. Entnahme der Proben. Entsprechend der Zweiteilung der Aufgabenstellung — Feststellung des Jahresrhythmus und Beobachtung etwaiger vertikaler Wanderungen — war es bei der Entnahme der Proben notwendig, diese an einem bestimmten Tag möglichst kurz hintereinander aus verschiedenen Tiefen des gerade zu prüfenden Gewässers zu holen. Für diesen Zweck wurde unter Berücksichtigung der besonderen Gegebenheiten ein einfaches Schöpfgerät erdacht, das aus einer 1 Liter-Saugflasche bestand, die an einer mit Längeneinteilung versehenen Stange befestigt wurde. Der Ansaugstutzen der Flasche wurde durch ein trichterförmiges Glasrohr seitlich etwas verlängert, während die Öffnung durch einen Gummistopfen verschlossen war, der aber durchbohrt war und sich in einen langen Gummischlauch fortsetzte. Dieser wurde an der Stange entlang geführt und am entgegengesetzten Ende mit einer Schlauchklemme abgequetscht. Wurde diese Einrichtung unter Wasser gebracht, wobei die Saugflasche aufrecht stand, so verhinderte die in dem System eingeschlossene Luft das Eindringen von Wasser so lange, bis die Schlauchklemme geöffnet wurde. Dann erst konnte durch den Ansaugstutzen Wasser in die Saugflasche einströmen, wobei die an der Stange angebrachte Markierung es gestattete, dies in jeder beliebigen Tiefe geschehen zu lassen. Bei bestimmten Gelegenheiten konnte dabei die Tendenz des seitlichen Einströmens in die Flasche, das für die Beobachtung von Vertikalschichtungen zumal auf kleinstem Raum sehr wichtig war, unverkennbar bemerkt werden. Sofort nach dem Heraufholen einer jeden Probe wurde noch in der Saugflasche die Wassertemperatur bestimmt, sodann in eine Transportflasche abgefüllt.

2. Verarbeitung der Proben. *a) Biochemisch.* Für die Filtration der Wasserproben wurden nach einigen Versuchen, da die von GESSNER (1944) benutzte Stefi-Apparatur nicht zur Verfügung stand, Schott-Glasfilternutschen der Größe 17 G 3 benutzt. Häufig wiederholte mikroskopische Prüfung von gefilterten

Wasserproben ergab, daß die Nutschen verläßlich arbeiteten. Um einer zu raschen Verschmutzung der Nutschen vorzubeugen und die Extraktion der Planktonrückstände zu erleichtern, wurden die Nutschen noch mit 1 oder 2 Blaubandfiltern der Firma Schleicher & Schüll ausgelegt, die bei genügend fester Auflage meist schon für sich allein das gesamte Plankton zurückzuhalten vermochten. Die Menge des gefilterten Wassers schwankte je nach dem Planktonreichtum zwischen 250 und 1000 cm^3. In Ausnahmefällen konnten auch 2 und 3 Liter gefiltert werden, doch trat bei großer Planktonarmut, die die Filtration größerer Wassermengen notwendig gemacht hätte, durch die meist gerade dann vorhandenen Schwebstoffe eine so starke Verschmutzung der Filter und Nutschen ein, daß oft kaum 1000 cm^3 trotz stärksten Absaugens zu filtrieren waren.

Nach der Filtration wurden Blaubandfilter und Nutsche 45 sec über Wasserdampf gehalten und zusammen an der Luft getrocknet. Die Extraktion erfolgte wieder in derselben Nutsche, durch die auch gefiltert worden war. Dazu wurde das trockene Papierfilter in die Nutsche hinein zerschnitten und darin mit dem als Lösungsmittel verwendeten Methanol übergossen. Davon wurden je nach der zu erwartenden Chlorophyllmenge 25 oder 40 cm^3 abgemessen. Zunächst wirkte die Hälfte dieser Menge 5 min lang auf die Filterschnitzel ein. Das Wirken des Methanols wurde durch Umrühren und Reiben der Filterschnitzel mit einem Porzellanspachtel unterstützt. Nach Absaugen der bereits stark gefärbten ersten Methanolhälfte wurde die zweite Hälfte der Ausgangsmenge zugesetzt, die abermals 5 min einwirkte. Meist zeigte sie dann schon keine erkennbare Färbung mehr. Nach Auffüllung des gewonnenen Extrakts auf das Ausgangsvolumen und Filtration durch ein gewöhnliches Papierfilter wurde er in völliger Dunkelheit bis zum Ausmessen aufbewahrt.

GESSNER (1949) erwähnt, es sei von RODHE (1948) darauf hingewiesen worden, daß sich Chlorophyll bei Zimmertemperatur nur langsam und unvollkommen herauslöse, weshalb RODHE kochendes Methanol verwende. GESSNER suchte den gleichen Erfolg durch eine lange Extraktionszeit von 24 Std zu erreichen. Im hiesigen Botanischen Institut gemachte Erfahrungen hatten aber gezeigt, daß eine Extraktionszeit von zweimal 5 min zur quantitativen Erfassung des Chlorophylls in gewissen Fällen zweifellos ausreicht. Zur Sicherung wurden jedoch im Anfang der Untersuchungen mehrmals die gesamten bereits extrahierten Filterschnitzel aus allen Proben eines Tages zusammen in Methanol gebracht und darin bis zu 5 Tage dunkel aufbewahrt. Das Methanol besaß selbst nach dieser langen Zeit nur eine kaum erkennbare gelbliche Färbung und erwies sich als ungeeignet für die Ausmessung mit dem Pulfrich-Photometer in der 3 cm-Cuvette. Da es sich dabei um die Restpigmente aus 5 oder 6 Proben zusammen handelte, entfiel auf die *einzelne* Probe eine ganz außerordentlich geringfügige Menge von ursprünglich nicht erfaßtem Chlorophyll, falls sich überhaupt solches in der Lösung befand. Unter der Analysenquarzlampe ließ sich nämlich bei nachträglichen Extrakten niemals eine Fluorescenz nachweisen, so daß es sich bei dem angewandten Verfahren um eine einwandfreie quantitative Erfassung des Chlorophylls aus dem vorhandenen Plankton handeln dürfte [1].

Durch Ausmessung der Extrakte mit dem Pulfrich-Photometer in einer Cuvette mit der Schichtdicke $s = 3$ cm unter Verwendung des Filters S 61 wurde das Gesamtchlorophyll bestimmt. Die abgelesenen Extinktionskoeffizienten wurden

[1] Es sei jedoch erwähnt, daß später in anderem Zusammenhang das Verfahren weniger gut arbeitete, als nämlich aus Algenreinkulturen Chlorophyllbestimmungen durchgeführt werden sollten. Hierbei zeigte *Scenedesmus acutus* eine besondere Resistenz gegen den Entzug des Chlorophylls nach der beschriebenen Methode, die unter Umständen in der Membranbeschaffenheit begründet sein könnte.

jeweils — soweit nötig — auf eine Methanolmenge von 25 cm³ und eine Ausgangswassermenge von 1 Liter umgerechnet. Da für das benutzte Pulfrich-Photometer keine Eichkurven für die beiden Chlorophyllkomponenten vorhanden waren, konnte keine Umrechnung der Extinktionskoeffizienten in Gewichtsmengen Chlorophyll vorgenommen werden. Dies wird nicht unbedingt als ein Mangel angesehen, da ja die Angabe eines Relativwertes für die Feststellung des Jahresrhythmus und etwaiger Vertikalverschiebungen des Planktons durchaus genügt.

b) *Mikroskopische Untersuchung.* Zur Feststellung der artenmäßigen Verschiedenheit des Planktons mußte, da ein umgekehrtes Mikroskop nach UTERMÖHL (1931) nicht zur Verfügung stand, ein anderer Weg beschritten werden. Es wurden aus den Transportflaschen, nachdem sie gründlich geschüttelt worden waren, etwa 10 cm³ der Wasserprobe entnommen und in eine Petri-Schale von 10 cm Durchmesser gegossen. Nach halbstündigem Stehen waren die nicht rasch beweglichen Planktonten in der ohnehin nur millimeterdünnen Wasserschicht nach unten gesunken und befanden sich bei der mikroskopischen Beobachtung in ein und derselben optischen Ebene. Nur so war es möglich, auch die nur in geringer Stückzahl vorhandenen Planktonarten zu erfassen. Die Durchmusterung eines Tropfens auf einem Objektträger ergab dagegen stets ein falsches Bild, da nur die häufigsten Formen darin enthalten waren. Mit 120facher Vergrößerung war in der Petri-Schale ein guter Überblick über die Artenzusammensetzung zu bekommen und vorsichtige Handhabung ermöglichte auch 516fache Vergrößerung, die vielfach zum Bestimmen ausreichte. Zu den in der Arbeit genannten Namen sei hier erwähnt, daß durch Einklammerung des Artepithetons oder des ganzen Namens auf eine nicht ganz sichere Bestimmung hingewiesen werden soll. Oft scheiterte diese an den mikroskopischen Mitteln oder auch gewissen Eigenarten des Schlüssels (Kenntnis aller Entwicklungsstufen der in Frage stehenden Formen u. ä.).

Außer der Artenfeststellung wurde auch die Häufigkeit jeder Art nach einer fünfteiligen Skala geschätzt, um einer etwaigen auffälligen Vertikalverteilung *einzelner* Arten — die des Gesamtphytoplanktons sollte ja durch die Chlorophyllbestimmung ermittelt werden — auf die Spur zu kommen. Zählungen in einer 1 cm³-Planktonkammer wurden nach deren Beschaffung im zweiten Untersuchungsjahr gelegentlich angestellt, um eine genauere Vorstellung von der zahlenmäßigen Stärke einiger Planktonmaxima zu erhalten.

IV. Der jahreszeitliche Rhythmus des Phytoplanktons.

1. Der Große Weiher im Palmengarten. Da die Artenzusammensetzung der einzelnen Weiher später Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung sein soll, sei vor der Erörterung der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes nur vorweggenommen, daß das Plankton im Großen Weiher in den Zeiten der Hauptentwicklung von April bis August bzw. Oktober sehr artenreich war. Es wurden im ganzen über 40 Formen festgestellt, von denen aber nur wenige zu einer massenhaften Entwicklung kamen und damit bestimmend für den Gang der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes wurden.

Die Darstellung in Abb. 1 veranschaulicht die Veränderungen des Chlorophyllgehaltes in 1 Liter Wasser während des Untersuchungszeitraumes. Dargestellt sind die Veränderungen an einer meist der Sonne ausgesetzten Stelle und die an einem für mehr oder weniger lange Zeit des Tages beschatteten Platz. Es ist aber ersichtlich, daß

sich dabei keine wesentlichen Unterschiede ergaben, weshalb auch gegen Ende der Untersuchungen auf eine Probenentnahme an der Schattenstelle verzichtet wurde. In der Darstellung ist ferner das Mittel der bei jeder Probenserie gemessenen Wassertemperaturen angegeben.

Es muß bemerkt werden, daß sich entsprechend den Ausführungen in Abschnitt III, 1 der für einen bestimmten Tag in der Kurve eingetragene Chlorophyllwert aus dem Ergebnis mehrerer aus verschiedenen Tiefen stammender Proben zusammensetzt. Es wurde angestrebt, mit diesem Wert auszudrücken, welcher Chlorophyllgehalt an diesem Tage in einem beliebigen Liter Wasser enthalten

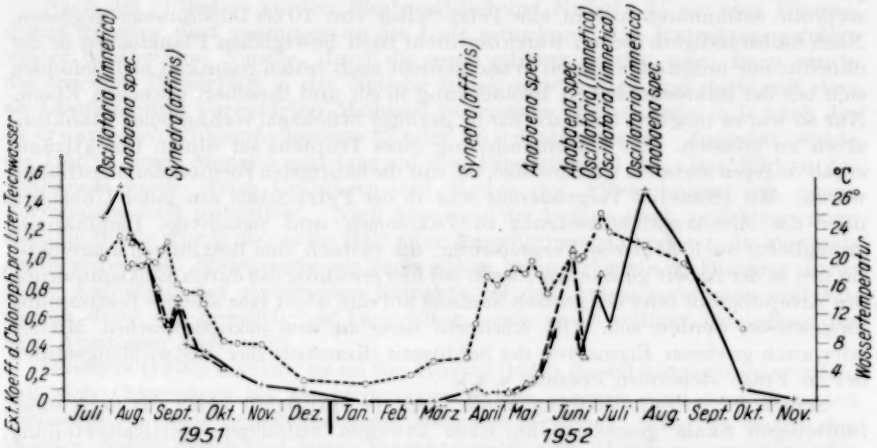


Abb. 1. Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes im Großen Weiher des Palmengartens. +——+ Chlorophyllgehalt je Liter an einer meist besonnten Stelle; △- - - -△ desgleichen an einer mehr oder weniger beschatteten Stelle; o····o Kurve der Wassertemperatur.

war. Beim Großen Weiher wurde nun, da immer nur geringe Unterschiede im Chlorophyllgehalt zwischen der Oberfläche und der tiefsten erreichbaren Stelle (70 cm) bestanden, das arithmetische Mittel zwischen den Werten einer Tiefenserie genommen und für den betreffenden Tag in die Kurve eingetragen.

Die über den verschiedenen Teilen der Kurve stehenden Namen geben die Planktonarten an, die zu dem betreffenden Zeitpunkt ausschlaggebend für den Chlorophyllgehalt waren.

Es lassen sich in jedem Jahr 2 Hauptphasen der Planktonentfaltung erkennen. Die eine wird von 2 Blaualgen, *Oscillatoria (limnetica)* und *Anabaena spec.*, bestimmt, die andere von der Diatomee *Synedra (affinis)*. Im Jahre 1951 wurde noch das vermutliche Maximum der Blaualgen am 7. August von den Untersuchungen erfaßt, denen sodann nach ihrem auch mikroskopisch zu verfolgenden Rückgang die Diatomee folgte. Nach deren Maximum am 17. September verminderte sich ihre Individuenzahl rasch und auch das Begleitplankton nahm arten- wie zahlenmäßig bis auf geringste Reste ab. Im Februar und der ersten Hälfte des März 1952 konnten keine meßbaren Extrakte gewonnen

werden, weshalb der Extinktionskoeffizient des Chlorophylls gleich Null gesetzt wurde. Im Jahre 1952 erfolgte eine Umkehr der Vorjahresentwicklung, da *Synedra (affinis)* bereits im Frühjahr vor den Blaualgen sich zur Massenvermehrung anschickte. Diese wurde offenbar, worauf noch eingegangen wird, durch äußere Umstände abgebrochen und wird nur in einem kleinen Gipfel der Jahreskurve am 8. April sichtbar. Die Blaualgen beherrschten sodann die Planktonentwicklung im Großen Weiher. Von Mitte Mai an traten die beiden Arten des Jahres 1951 wieder massenhaft auf, *Anabaena spec.* etwas früher, und gaben dem Weiher einen deutlichen olivgrünen Farbton. Verschiedentliche Rückgänge, vor allem von *Anabaena spec.*, ließen die Jahreskurve auf und ab verlaufen, bis beide Arten am 6. August — zeitlich überraschend mit dem Vorjahr übereinstimmend — ihren Höhepunkt erreichten. Selbst der Chlorophyllgehalt je Liter ist dem des Jahres 1951 außerordentlich ähnlich.

Tabelle 1. *Individuenzahlen je Kubikzentimeter, Mengenschätzung und Extinktionskoeffizienten je Liter an einigen Tagen im Sommer 1952.*

		16. Juni	20. Juni	1. Juli
Anabaena spec.	Zahl	60000	9000	?
Mengenschätzung		„massenhaft"	„sehr häufig"	„öfters"
Oscillatoria (limnetica)	Zahl	?	43000	85000
Mengenschätzung		„sehr häufig"	„massenhaft"	„massenhaft"
Extinktionskoeffizient des Chlorophylls je Liter Teichwasser . .		1,03	0,30	0,76

Die Diatomee *Synedra (affinis)* trat im Anschluß daran nicht mehr wie 1951 in Erscheinung. Zwar konnte gerade während des September keine Untersuchung vorgenommen werden, doch zeigte die mikroskopische Beobachtung am 9. Oktober, daß *Synedra (affinis)* völlig fehlte, woraus mit Rücksicht auf die Vorjahresbeobachtungen der Schluß gezogen werden durfte, daß vorher keine Massenentwicklung stattgefunden hatte.

Der Rückgang der Blaualgen und des Begleitplanktons erfolgte 1952 in ähnlicher Weise wie im Vorjahr, doch wurde der Nullpunkt der Jahreskurve — vermutlich wegen des Ausbleibens der Diatomee — bereits Mitte November erreicht.

2. Der Kleine Weiher im Palmengarten. Die Darstellung in Abb. 2 zeigt die Schwankungen des Chlorophyllgehaltes in einem Liter Teichwasser. Wegen der teilweise sehr unterschiedlichen Tiefenverteilung des Planktons im Kleinen Weiher mußten die Werte einer Tiefenserie so umgerechnet werden, daß daraus ein Wert entstand, der bei völlig gleichmäßiger Verteilung des Planktons aus jedem beliebigen Liter Wasser erzielt worden wäre. Es traten nämlich im Untersuchungszeitraum zweimal Wasserblüten von *Euglena spec.* auf, die dazu führten, daß die Oberfläche

des Weihers bei ruhigem Wetter mit einer geschlossenen Haut, einem Neuston, bedeckt war. Ein aus dieser Oberflächenschicht bis zu 1 cm Tiefe gewonnener Chlorophyllextrakt wies dann sehr hohe Werte auf, die bis zum 30fachen des Wertes aus einer tieferen Schicht betragen konnten. Um nun in die Jahreskurve für einen bestimmten Tag den Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser eintragen zu können, wurde folgendermaßen verfahren. Der Extinktionskoeffizient je Liter Oberflächenwasser wurde mit dem Literinhalt der 1 cm dicken obersten Wasserschicht multipliziert. Der Extinktionskoeffizient je Liter Tiefenwasser (unterhalb 1 cm waren die Werte gewöhnlich unter sich gleich) wurde mit dem Literinhalt des übrigen Teichvolumens multipliziert. Die Summe beider, dividiert durch den Gesamtinhalt des Kleinen Weihers, ergab dann einen Extinktionskoeffizienten

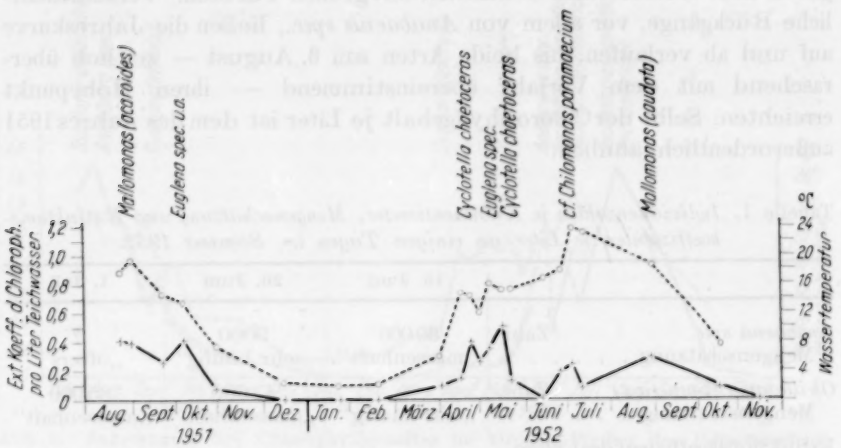


Abb. 2. Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes im Kleinen Weiher des Palmengartens. +——+ Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser; o·····o Kurve der Wassertemperatur.

des Chlorophylls je Liter, der einer angenommenen vollständigen Durchmischung des Weihers entsprach.

Die Hauptformen des Planktons in den einzelnen Zeitabschnitten sind jeweils über den Spitzen der Kurve eingetragen. Es sind auch hier stets eine oder zwei Arten, die gleichzeitig zu einer Massenentwicklung gelangten, doch war der Artenreichtum (vgl. Liste in Tabelle 2) dennoch recht groß. In erster Linie traten Flagellaten auf, von denen in jedem Jahr einige mehr oder weniger rasch aufeinanderfolgende Maxima gebildet wurden.

Bei Beginn der Untersuchungen Ende August 1951 war zunächst *Mallomonas (acaroides)* bestimmend, neben der sich *Cyclotella spec.* häufiger fand. Nach Rückgang beider Arten entfaltete sich ab 20. September eine *Euglena*-Art, für die kein Name ermittelt werden konnte, da keine der bei PASCHER beschriebenen Arten identisch mit der beobachteten Form zu sein schien. Wie bereits erwähnt, bedeckte *Euglena spec.* die Oberfläche des Weihers mit einem bei ruhigem Wasser geschlossenen Häutchen. In dem Neuston fanden sich außerdem *Carteria*

multifilis und *Cryptomonas (ovata)* sehr häufig. Am 5. Oktober betrug der Chlorophyllwert eines Liters Oberflächenwasser das 19fache des Wertes aus mittlerer Tiefe. Da sich aber der Lebensraum der *Euglena spec.* zum Bezirk des übrigen Planktons etwa wie 1:60 verhielt, wirkte sich die theoretische Aufteilung der *Euglena*-Massen auf den gesamten Inhalt des Weihers doch nur in einem mäßig hohen Gipfel der Jahreskurve aus. Nachdem *Euglena spec.* zu verschwinden begonnen hatte, wurde das gesamte Plankton immer arten- und individuenärmer, bis von Mitte Dezember 1951 bis Mitte Februar 1952 so gut wie kein Plankton zu beobachten war.

Als erste Arten mit nennenswerten Individuenzahlen zeigten sich dann im Frühjahr 1952 *Synedra (affinis)* — wie auch im benachbarten Großen Weiher —, *Synura uvella* und *Cyclotella chaetoceras*. Die letztere vor allem schritt zu einer wirklichen Massenentfaltung, ging dann etwas zurück und wurde zusammen mit der ab Ende April wieder auftretenden *Euglena spec.* noch einmal sehr häufig (rund 7000 Zellen je Kubikzentimeter). *Cyclotella chaetoceras* hielt sich dabei an die Wasserschichten unterhalb 1 cm Tiefe, während *Euglena spec.* wie im Vorjahr ein Neuston bildete. Mitte Mai hatte *Euglena spec.* einen Höhepunkt erreicht, bei dem 37000 Zellen je Kubikzentimeter Oberflächenwasser gezählt wurden. Mit dem Verschwinden von *Euglena spec.* und *Cyclotella chaetoceras* ging auch das Begleitplankton zurück, so daß am 11. Juni, also mitten in der Vegetationsperiode, schließlich kein meßbarer Chlorophyllextrakt zu gewinnen war. Eine merkliche Wiederbelebung des Weihers setzte allerdings rasch ein, wobei zunächst ein artenreiches, aber individuenarmes Plankton auftrat, aus dem heraus lediglich eine Form cf. *Chilomonas paramaecium* (wie diese gestaltet, aber *mit* Chromatophoren) sich stärker vermehrte. Ihr Rückgang bewirkte den Abfall der Jahreskurve Mitte Juli.

Die Inangriffnahme einer speziellen Untersuchung im Rahmen der Arbeiten erlaubte eine Probenentnahme nach der Julimitte nur einmal Ende August und danach Mitte Oktober. Diese beiden Zeitspannen waren in Anbetracht des raschen Wechsels und des meist sehr kurzfristigen Auftretens der Hauptplanktonformen des Kleinen Weihers zu lang, als daß sich über die Vorgänge währenddessen etwas aussagen ließe. Ende August war das Planktonbild beherrscht von *Mallomonas (caudata)*. Zur gleichen Zeit des Vorjahres war eine als *Mallomonas (acaroides)* angesehene Form sehr häufig gewesen und es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich bei beiden um dieselbe gehandelt hat. *Euglena spec.* war Ende August 1952 zum zweiten Male aufgetreten und bildete ein schwaches Neuston auf einem Teil des Weihers. Es blieb aber ungeklärt, ob dies das Abklingen oder der Beginn einer Massenentwicklung war, doch darf angenommen werden, daß eine solche um

jene Zeit stattgefunden hat. Ein artenreiches, aber individuenarmes Plankton Mitte Oktober ging schließlich bis Mitte November so stark zurück, daß die Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes je Liter wieder auf Null fiel.

3. Der Weiher am „Platz der Republik". Die Kurve in Abb. 3 stellt den Chlorophyllgehalt, ausgedrückt in Extinktionskoeffizienten, in einem Liter Wasser während des Untersuchungszeitraumes dar. Wegen ungleicher Vertikalverteilung des Planktons im Jahre 1952 war es notwendig, die Werte einer Tiefenserie — ähnlich wie beim Kleinen Weiher — derart umzurechnen, daß sich ein Chlorophyll-

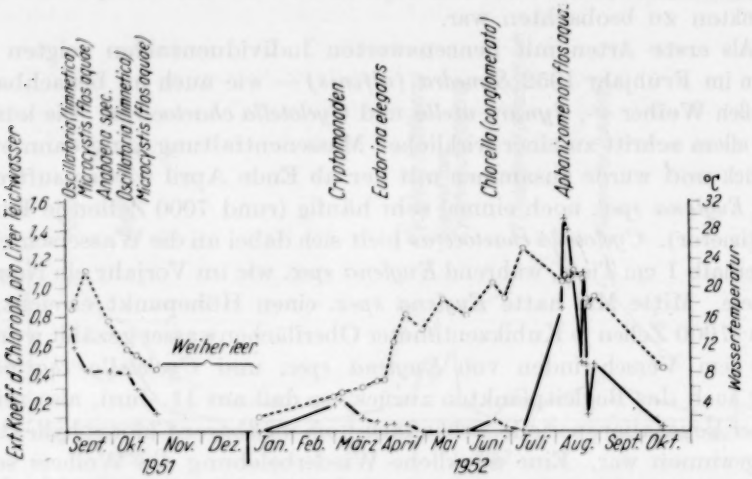


Abb. 3. Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes im Weiher am „Platz der Republik". +——+ Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser; o·····o Kurve der Wassertemperatur.

gehalt je Liter ergab, der einer völlig gleichen Verteilung des vorhandenen Planktons entsprach. Hierzu wurde der Weiher in einzelne Schichten zerlegt, auf deren etwas unterschiedliche Inhalte der in jeder Schicht gefundene Chlorophyllwert je Liter ausgedehnt wurde, wodurch sich dann ein — relativer — Gesamtchlorophyllgehalt des Weihers ergab, der sich seinerseits durch Dividieren durch den Gesamtinhalt wieder auf einen Liter Teichwasser zurückführen ließ.

Die über den einzelnen Abschnitten der Jahreskurve stehenden Namen geben die Arten an, die im jeweiligen Zeitraum innerhalb des gesamten Planktons bestimmend waren. Bis zum Ablassen Ende 1951 war dieses ähnlich artenreich wie bei den beiden anderen Weihern, bestand nach dem Wiedereinfüllen 1952 jedoch die meiste Zeit nur aus wenigen Arten. Im Herbst 1951 erinnerten die auftretenden Blaualgen stark an die Verhältnisse im Großen Weiher des Palmengartens. Offenbar wurde mit Beginn der Untersuchungen gerade der Rückgang von *Oscillatoria (limnetica)*, *Anabaena spec.* und *Microcystis (flos aquae)* erfaßt, der gleichzeitig ja auch im Großen Weiher erfolgte. *Oscillatoria* und *Microcystis* blieben jedoch noch einige Wochen in größeren Mengen

erhalten und begannen erst Mitte Oktober allmählich zu verschwinden. Die Diatomee *Synedra (affinis)* — im Großen Weiher Nachfolger der Blaualgen — war hier etwa gleichzeitig mit diesen sehr häufig gewesen, ging jedoch schon mit ihnen zurück und bildete kein deutlich abgesetztes Maximum. Von Ende Oktober an wurde der Weiher, wie eingangs ausgeführt, abgelassen und um die Jahreswende 1951/52 wieder gefüllt.

1952 verlief dann die Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes lange Zeit meist sehr niedrig oder gar bei Null, was einer allmählichen Wiederbesiedlung des Weihers mit kurzfristig auftretenden Formen entsprach. Unter den häufiger vorhandenen machten dabei die Cryptomonaden den Anfang, darunter die bereits beim Kleinen Weiher angeführte cf. *Chilomonas paramaecium*. Ihnen folgte *Eudorina elegans*, begleitet von *Gonium sociale* nebst einigen anderen, zahlenmäßig kaum in Erscheinung tretenden Arten. Nach einer so gut wie völlig planktonfreien Phase im Mai kam *Chlorella (conglomerata)* zum Vorschein, beherrschte kurz das Bild des noch sehr artenarmen Planktons und verschwand wieder.

Mitte Juli erlebte dann der Weiher seine augenfälligste und am längsten dauernde Neubesiedlung mit der Blaualge *Aphanizomenon flos aquae*. Deren etwa 1 cm lange, 1 mm breite, an beiden Enden zugespitzte Lager aus streng parallel angeordneten Fäden waren mit bloßem Auge erkennbar und gaben während dreier Monate dem Weiher ein eigentümliches Aussehen. Zu Zeiten des Gipfels der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes am 7. August wurden etwa 35—40 Lager je Kubikzentimeter gezählt. Der sprunghafte Verlauf der Kurve nach dem Maximum entbehrt nicht einer gewissen Unsicherheit. Während zahlreiche Untersuchungen über das Leben des Phytoplanktons (z. B. Ruttner 1914, Utermöhl 1925, Weimann 1934) sowie eigene Beobachtungen eine weitgehend gleichmäßige Verteilung in horizontaler Richtung ergeben hatten, kam es bei der Massenentwicklung von *Aphanizomenon* gelegentlich zu deutlichen seitlichen Verschiebungen. Die vertikalen Wanderungen wurden durch die Art der Probenentnahme erkannt und berücksichtigt, wie schon erwähnt, doch half gegen eine Horizontalverschiebung eigentlich nur das, daß eine Probenentnahme überhaupt unterblieb, sobald ein Rundgang um den Weiher Anzeichen einer möglichen ungleichen Horizontalverteilung ergab. Im allgemeinen war dies recht gut erkennbar, doch bleibt angesichts der beträchtlichen Sprünge der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes in der zweiten Augusthälfte die Möglichkeit offen, daß hierbei nicht erkannte Verlagerungen des Planktons in der Waagerechten eine störende Rolle gespielt haben. Das Gesamtverhalten von *Aphanizomenon* wurde jedoch hierdurch nicht verwischt und der ab 25. August erfolgende Abfall der Jahreskurve entsprach dem stetigen Verschwinden dieser Hauptart.

V. Vergleichende Betrachtung der Weiher.

1. Die Artzusammensetzung des Phytoplanktons. Aus den Erläuterungen der Jahreskurven des Chlorophyllgehaltes ist bereits hervorgegangen, daß bei meist großem Artenreichtum sich jeweils nur wenige Formen massenhaft entwickelten. Diese waren nicht in jedem Weiher dieselben, wie überhaupt die Übersicht über die gefundenen Arten in Tabelle 2 zeigt, daß trotz räumlicher Nähe und ähnlicher Struktur der 3 Wasserbecken ihr Plankton deutliche Unterschiede zeigte. Nur 21,5% der beobachteten Formen kamen in allen 3 Weihern vor. Hinsichtlich der Beschränkung auf einen der untersuchten Weiher fallen unter allen Algenklassen besonders die Flagellaten auf. Die Hälfte von ihnen kam ausschließlich im Kleinen Weiher des Palmengartens vor, darunter sehr viele Arten mit stärkerer Vermehrung. In nennenswerter Menge traten Flagellaten sonst nur noch im Weiher am „Platz der Republik" auf und auch erst nach Störung der ursprünglichen Verhältnisse durch Ablassen. Die Protococcalen dagegen waren zum überwiegenden Teil in 2 oder allen 3 Weihern zu finden. Es fällt angesichts ihrer Formenfülle auf, daß nur bei 2 Arten eine etwas stärkere Vermehrung stattfand. Nach den Beobachtungen scheinen die Protococcalen vor allem durch eine hohe Regelmäßigkeit ihrer Anwesenheit ausgezeichnet zu sein und nicht durch die Entwicklung besonders starker Maxima. Diatomeen, in geringer Artenzahl vorhanden, zeigten ein ziemlich gleichmäßiges Vorkommen in den Weihern. Lediglich *Cyclotella chaetoceras* war nebst einer weiteren Art auf den Kleinen Weiher beschränkt. Sie und *Synedra (affinis)* entwickelten Massenvorkommen. Bei den Blaualgen, die in ähnlich geringer Artenzahl gefunden wurden, fällt auf, wie streng sie den Kleinen Weiher gemieden haben. Die in Tabelle 2 aufgeführte *Oscillatoria spec.* konnte nur ein einziges Mal beobachtet werden und blieb die einzige Blaualge dieses Weihers während des Untersuchungszeitraumes. Hervorstechend ist bei den Blaualgen ferner, daß die meisten Arten sich massenhaft vermehrten und in den beiden besiedelten Weihern Vegetationsfärbungen hervorriefen. Vor Ablassen des Weihers am „Platz der Republik" wurde die Ähnlichkeit seines Planktons mit dem des Großen Weihers vor allem durch die gemeinsamen Blaualgen bestimmt. Conjugaten fanden sich in einer geringen Anzahl Arten, waren jedoch niemals bestimmend für das Planktonbild.

Aus Tabelle 2 und den Erläuterungen der Jahreskurven geht folgendes hervor: im ersten Untersuchungsjahr 1951 waren deutlich 2 Planktongesellschaften erkennbar, von denen die eine den Großen Weiher im Palmengarten und den Weiher am „Platz der Republik", die andere den Kleinen Weiher besiedelte. Die erste wurde gekennzeichnet durch das Vorhandensein und Massenauftreten von Blaualgen und einer Diatomee, denen zahlreiche, vielleicht als gesellschaftsvag anzusprechende

Tabelle 2. *Übersicht über die beobachteten Planktonarten und ihre Zugehörigkeit zu den 3 Weihern.*

××× Sehr häufiges bis massenhaftes Auftreten der betreffenden Art.

		Großer Weiher Palmengarten	Weiher Platz der Republik	Kleiner Weiher Palmengarten
Flagellatae und Volvocales	*Dinobryon (sertularia)*			×
	Dinobryon sociale			×
	Mallomonas (acaroides)			×××
	Mallomonas (caudata)			×××
	Synura uvella		×	×
	Cryptomonas (ovata)			×××
	cf. *Chilomonas paramaecium*	×	×××	×××
	Phacus pleuronectes	×	×	×
	Phacus pyrum	×		×
	Phacus longicauda et *var. torta*		×	×
	Euglena spec.	×		×××
	Peridineen spec. spec.	×	×	×
	Chlamydomonas (Reinhardii)			×××
	Chlamydomonas (incerta)			×
	Carteria multifilis			×××
	(Protochrysis spec.)			×××
	Gonium sociale		×	×
	Eudorina elegans		×××	×
Protococcales	*Pediastrum Boryanum*	×	×	×
	Pediastrum (muticum)	×	×	
	Pediastrum Tetras	×	×	×
	Pediastrum simplex	×		
	Pediastrum clathratum	×		
	Kugelige Protococcale	×××	×	×
	Chodatella ciliata	×		
	cf. *Eremosphaera viridis*		×	
	Chlorella (conglomerata)		×××	
	Richteriella botryoides		×	×
	Oocystis (Marssonii)		×	
	Tetraëdron caudatum et *var. incisum*	×		×
	Tetraëdron minimum	×		
	Tetraëdron muticum (f. minor)	×		
	Tetraëdron lobatum var. brachiatum	×		
	Tetraëdron trigonum	×		×
	Scenedesmus quadricauda	×	×	×
	Scenedesmus (opoliensis)	×	×	×
	Scenedesmus acuminatus	×	×	×
	Actinastrum Hantzschii	×	×	×
	Selenastrum (gracile)	×		×
	Selenastrum minutum	×		×
	Ankistrodesmus falcatus et *var. mirabile*	×	×	×
	Ankistrodesmus setigerus	×		×
Heterocontae	*Ophiocytium Lagerheimii*	×		
	Ophiocytium capitatum	×		

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

		Großer Weiher Palmengarten	Weiher Platz der Republik	Kleiner Weiher Palmengarten
Diatomeae	*Synedra (affinis)* et cf.	×××	×××	×
	Synedra acus	×	×	×
	Synedra actinastroides			×
	Cyclotella spec.	×	×	×
	Cyclotella chaetoceras			×××
	Asterionella formosa		×	×
Cyanophyceae	*Oscillatoria (limnetica)*	×××	×××	
	Oscillatoria spec.			×
	Anabaena spec.	×××	×××	
	(Anabaena circinalis)	×		
	Microcystis (flos aquae)	×××	×××	
	(Dactylococcopsis rhaphidioides)	×		
	Aphanizomenon flos aquae		×××	
Conjugatae	*Staurastrum (polymorphum)*	×	×	
	Closterium acutum	×		×
	Closterium Cornu	×		×
	Closterium (ceratium)	×		×
	Closterium Linea		×	×
	Closterium (Leibleinii)		×	
	Closterium spec.	×		
	Cosmarium spec.	×		

Protococcale und Conjugaten zur Seite standen. Die zweite Gesellschaft war von der ersten durch ihren Reichtum an Flagellaten und das Fehlen von Blaualgen gut abgegrenzt.

Im zweiten Untersuchungsjahr 1952 trat eine Änderung dadurch ein, daß der Weiher am „Platz der Republik" sein der „Blaualgengesellschaft" angehörendes Plankton einbüßte und dieser Verlust durch eine in ihrer Herkunft nur vermutbare Neubesiedlung ausgeglichen wurde. Diese könnte etwa durch das nur mechanisch gereinigte Flußwasser oder durch Wassergeflügel erfolgt sein, doch ist eine andere Möglichkeit auch nicht von der Hand zu weisen, daß nämlich durch das Abkratzen, Umschaufeln und Aufhäufen des mehrjährigen Bodenschlamms die Dauerzellen von bereits früher vorhanden gewesenen Formen wieder freigelegt wurden. Jedenfalls konnte bei Beendigung der Untersuchungen noch nicht abgesehen werden, welche Beschaffenheit das Plankton nach Stabilisierung der Verhältnisse im Weiher am „Platz der Republik" haben würde, doch spricht das Auftreten von *Aphanizomenon flos aquae* sehr dafür, daß sich wiederum eine „Blaualgengesellschaft" einstellen dürfte[1]. Der Große und der Kleine Weiher im Palmengarten hatten im Jahre 1952 keine wesentliche Ver-

[1] *Aphanizomenon flos aquae* wurde auch im Jahre 1953 wieder beobachtet.

änderung in der Zusammensetzung ihrer Planktongesellschaften erfahren[1].

2. Ökologische Faktoren. Das Auftreten von zwei gegensätzlichen Planktongesellschaften in drei räumlich so nahe gelegenen Weihern muß als Ausdruck unterschiedlicher ökologischer Verhältnisse angesehen werden. Von diesen waren in der Untersuchung nur die Wassertemperatur laufend, dazu die Witterungsverhältnisse und gelegentlich der p_H-Wert festgestellt worden und dies zunächst nur, um etwaige Zusammenhänge mit der Jahresrhythmik des Planktons zu erkennen. Untersuchungen von SPENCER (1950) kamen allerdings zu dem Ergebnis, daß bei der Periodizität einem einzelnen untersuchten physikalischen, chemischen oder biologischen Faktor sowieso keine ausschlaggebende Rolle zugestanden werden könne, und SCHEELE (1952) beobachtete, daß bei Diatomeen eine Jahresperiodizität auch dann eintrat, wenn nur geringe Schwankungen der Wassertemperatur und selbst des Chemismus vorhanden waren. So ist es denn auch kein Wunder, wenn sich zwar manchmal Übereinstimmungen zwischen den Gipfeln der Wassertemperaturkurven und den Maxima der Jahreskurven des Chlorophyllgehaltes finden (vgl. dazu Abb. 1—3), in ebenso vielen Fällen aber auch nicht.

Anzeichen für eine gewisse Temperaturabhängigkeit sind nur beim Auftreten der Diatomee *Synedra (affinis)* im Großen Weiher des Palmengartens beobachtet worden. Ein Gipfel der Wassertemperaturkurve fiel hier Mitte September 1951 in den Einschnitt der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes vor dem Diatomeenmaximum und dieses lag dann gleichzeitig mit stark fallender Temperatur. Da nun Diatomeen ganz allgemein gewöhnlich als Bewohner mäßig temperierten bis kalten Wassers angesehen werden (RUTTNER 1914; HUSTEDT in PASCHER 1930), liegt der Schluß nahe, daß erst das Sinken der Wassertemperatur unter einen bestimmten Schwellenwert *Synedra (affinis)* zur vollen Entfaltung brachte. Auch das weitere Verhalten von *Synedra (affinis)* im Großen Weiher war in dieser Beziehung recht bemerkenswert. Anfang März 1952 begann die Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes — bewirkt durch die einsetzende Vermehrung von *Synedra (affinis)* — wieder allmählich zu steigen. Am 8. April war ein kleiner Gipfel der Kurve erreicht und ihr nachfolgender Abfall war mikroskopisch mit dem rasch einsetzenden Rückgang der Diatomee in Zusammenhang zu bringen. Ein Vergleich dieses Abschnittes der Jahreskurve mit dem entsprechenden der Wassertemperaturkurve zeigt, daß die letztere Anfang April außerordentlich in die Höhe schnellt. Das läßt die Vermutung zu, daß der Temperaturanstieg zunächst fördernd, von einem

[1] Am Kleinen Weiher wurden auch 1953 im Frühjahr wieder Neustonbildungen gesehen.

gewissen kritischen Punkt an jedoch hemmend auf die Entfaltung von *Synedra (affinis)* gewirkt habe.

Als Temperaturabhängigkeit im weiteren Sinne könnte schließlich noch die Tatsache gedeutet werden, daß in den drei untersuchten Weihern das Plankton ganz allgemein nur von einer gewissen Mindesttemperatur an, die vielleicht mit etwa $+ 6^0$ anzusetzen wäre, in größerer Arten- und Individuenzahl auftrat.

Was die artenmäßigen Unterschiede im Plankton zwischen dem Großen Weiher und dem Weiher am „Platz der Republik" einerseits und dem Kleinen Weiher andererseits betrifft, so können sie mit der Wassertemperatur kaum in Zusammenhang gebracht werden, da die gemessenen Höchst- und Tiefstwerte für Oberfläche und Tiefe jeweils nur wenig abwichen. Der Kleine Weiher war danach um etwa 2^0 kälter als die beiden anderen. Das mag damit zusammenhängen, daß bei ihm als dem flächenmäßig kleinsten ein prozentual höherer Anteil der Oberfläche von den umstehenden Bäumen beschattet wird als bei den anderen Weihern. Doch macht dieser geringere Lichtgenuß nicht so viel aus, daß man etwa von einem Schattengewässer sprechen könnte.

Die Ausbildung unterschiedlicher Planktongesellschaften dürfte vielmehr auf den Chemismus der Weiher zurückzuführen sein. Dabei kann es sich weniger um einen Unterschied im Trophiezustand ganz allgemein handeln, denn nach NAUMANN (1931) ist ein Gewässer, in dem längere Zeit anhaltende Vegetationsfärbungen und Wasserblüten auftreten, ohne weiteres als eutroph anzusehen. Eher ist das bevorzugte Vorkommen der Flagellaten im Kleinen Weiher als ein Hinweis für dessen besonderen ökologischen Zustand zu werten. Aus Untersuchungen von RAO (1953) geht hervor, daß bei den von ihm bearbeiteten Teichen die einzelnen Algenklassen jeweils von ganz bestimmten ökologischen Gegebenheiten gefördert wurden, so die Blaualgen bei hohem Gehalt an oxydierten, organischen Substanzen, niedriger O_2-Konzentration und fast neutralem p_H, Eugleninen dagegen bei höherem Fe-Gehalt und hohem C/N-Verhältnis. Die Vorliebe von *Euglena*-Arten für N-haltiges, stark verschmutztes Wasser ist hinlänglich bekannt, ebenso die häufigen Neustonbildungen auf stark eutrophen Gewässern (PASCHER 1913; HUBER-PESTALOZZI 1938). Aus diesem Grunde muß der Kleine Weiher einen wesentlich anderen Saprobitätsgrad als die beiden anderen haben, d. h. eine stärkere Verschmutzung mit N- und P-haltigen organischen Substanzen. Da auf chemische Untersuchungen verzichtet wurde — es liegen bereits eine Reihe von Beobachtungen über Planktonperiodizität und Verhalten bestimmter physikalischer und chemischer Faktoren vor (WEIMANN 1933; SPENCER 1950; ROUND 1953) — sind keine Beweise dafür vorhanden, doch mag noch angeführt werden, daß eine stärkere Ablagerung zersetzter pflanzlicher Substanz im Kleinen Weiher statt-

fand, die sicherlich mit der im Verhältnis zu Inhalt und Fläche größeren Zufuhr an Fallaub zusammenhängt.

VI. Schichtungen und Wanderungen.

Beobachtungen an Seen haben gezeigt, daß bei entsprechend großer Wassertiefe das Phytoplankton eine sehr deutliche Schichtung in der Vertikalen aufweist, die sich im Laufe eines Jahres verändert (Ruttner 1914; Huber-Pestalozzi 1938; Gessner 1944, 1949, 1950). Zahlreiche Faktoren bestimmen in ihrer Gesamtheit die Art dieser Tiefenverteilung, lediglich das mehr oder weniger rasch abnehmende Licht dürfte für sich allein ausschlaggebend sein für das Aufhören autotropher Planktonten von einer gewissen Tiefe ab. Bei flachen Gewässern entfallen dagegen einige Umstände, die in den Seen zur Schichtung des Planktons mitwirken. Hierzu gehört einmal die Tatsache, daß von einer aphotischen Zone meist nicht die Rede sein kann, obwohl natürlich die einzelnen Anteile des Spektrums auch im flachen Wasser mit seiner oft großen Trübung eine verschieden große Eindringtiefe besitzen. Zum anderen entfällt eine echte, d. h. lang anhaltende Temperaturschichtung wie in den Seen; es gibt keine Sprungschicht und damit auch kein Epi- und Hypolimnion, wenn auch die Temperaturspanne zwischen Oberfläche und Tiefe tagsüber manchmal recht beträchtlich sein kann (Weimann 1933). Bei den untersuchten Weihern konnten fast immer nur geringfügige Temperaturdifferenzen zwischen der Oberfläche und den tiefsten Entnahmestellen (70 bis 80 cm) festgestellt werden. Sie betrugen — und auch nur bei Sonnenschein — 1,5—2° und dies gewöhnlich erst ab Mittag. Morgens war die Temperatur des Wassers stets völlig ausgeglichen.

Trotzdem hatte Weimann (1933, 1934) gefunden, daß in dem von ihm untersuchten Weiher, der 2 m tief ist, zu allen Jahreszeiten gewisse Planktonten sich auf bestimmte Zonen beschränkten und diese im Laufe eines Tages auch verließen, um entweder dem Licht und der Wasserwärme aufwärts zu folgen oder diesen beiden Faktoren nach abwärts zu entgehen. Gessner und Diehl (1951) hatten bei ihren Untersuchungen über die Wirkung natürlicher UV-Strahlung auf die Chlorophyllzerstörung auch das Plankton flacher Gewässer einbezogen und an diesem — wie sie schreiben „erwartungsgemäß" — eine starke UV-Resistenz festgestellt. Sie vermuten, daß in flachem Wasser die UV-Strahlung eine Auslese UV-resistenter Typen hervorrufe.

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde nun vor allem auch dem obersten Zentimeter aller 3 Weiher besondere Aufmerksamkeit geschenkt, um festzustellen, ob nicht doch bei intensiver Sonnenbestrahlung in ihm ein niedrigerer Chlorophyllwert als in der Tiefe vorhanden war. Dabei war allerdings klar, daß eine etwaige derartige Feststellung zunächst noch nichts darüber aussagte, ob eine Chlorophyllzerstörung in den Individuen oder ein Ausweichen derselben in tiefere Wasserschichten vorlag. Die mikroskopische Beobachtung der Proben sollte daher gegebenenfalls diese Frage klären helfen.

1. Der Große Weiher im Palmengarten. Es zeigte sich schon bald, daß für eine ungleiche Vertikalverteilung des Gesamtphytoplanktons im Großen Weiher keine Anhaltspunkte zu finden waren. Aus den dargestellten Tiefenprofilen in Abb. 4, auf deren Abszissen die Chlorophyllwerte je Liter und auf deren Ordinaten die Wassertiefe aufgetragen sind, geht sehr deutlich hervor, wie gleichmäßig die Chlorophyllmenge je Liter sich von Oberfläche bis Teichboden verteilte. Die erkennbaren,

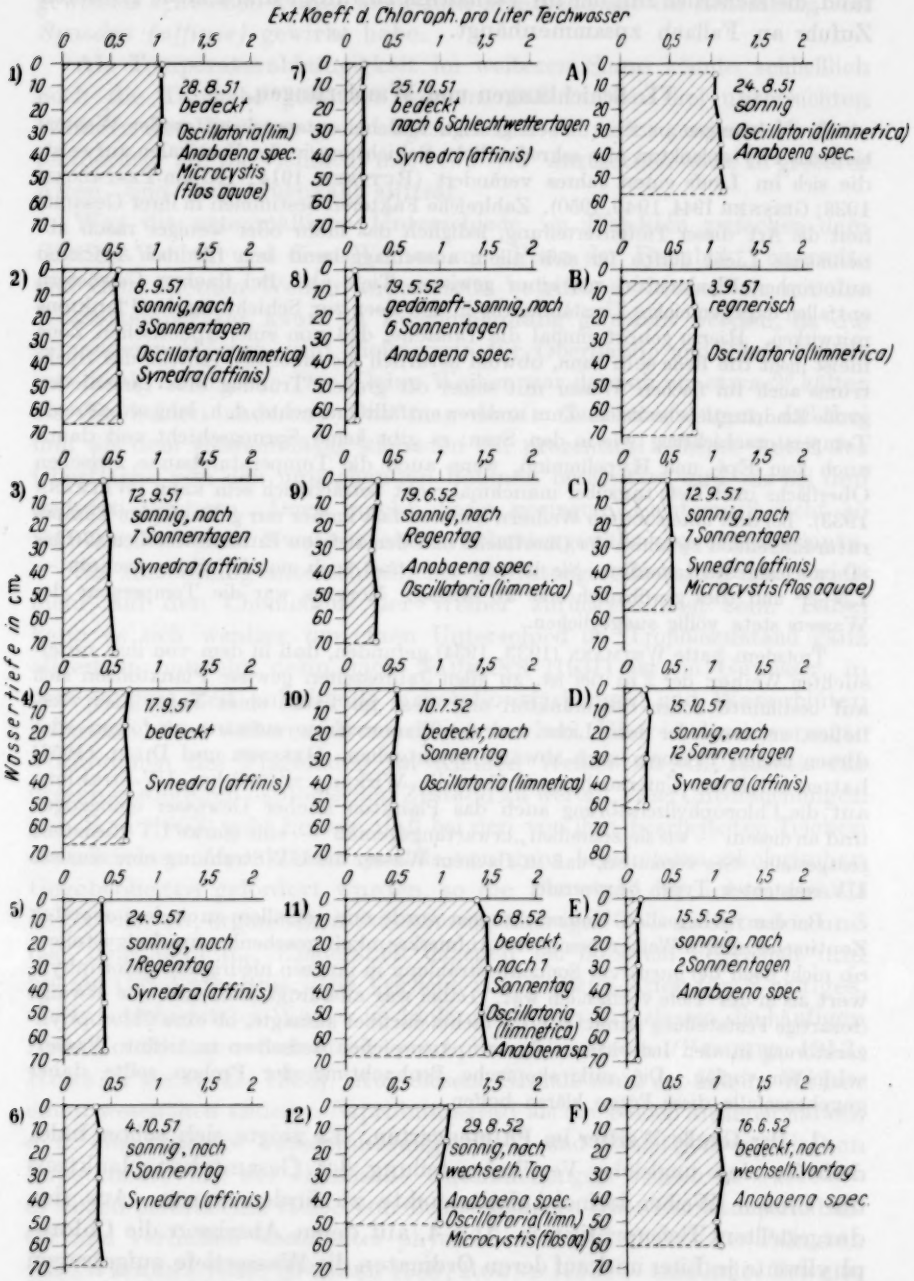


Abb. 4. Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes im Großen Weiher im Palmengarten. o——o Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser. Profile *1*—*12* von besonnten Stellen, Profile *A*—*F* von mehr oder weniger beschatteten Stellen.

geringfügigen Schwankungen können größtenteils als im Fehlerbereich der Methodik liegend angesehen werden. Selbst bei den wenigen Ab-

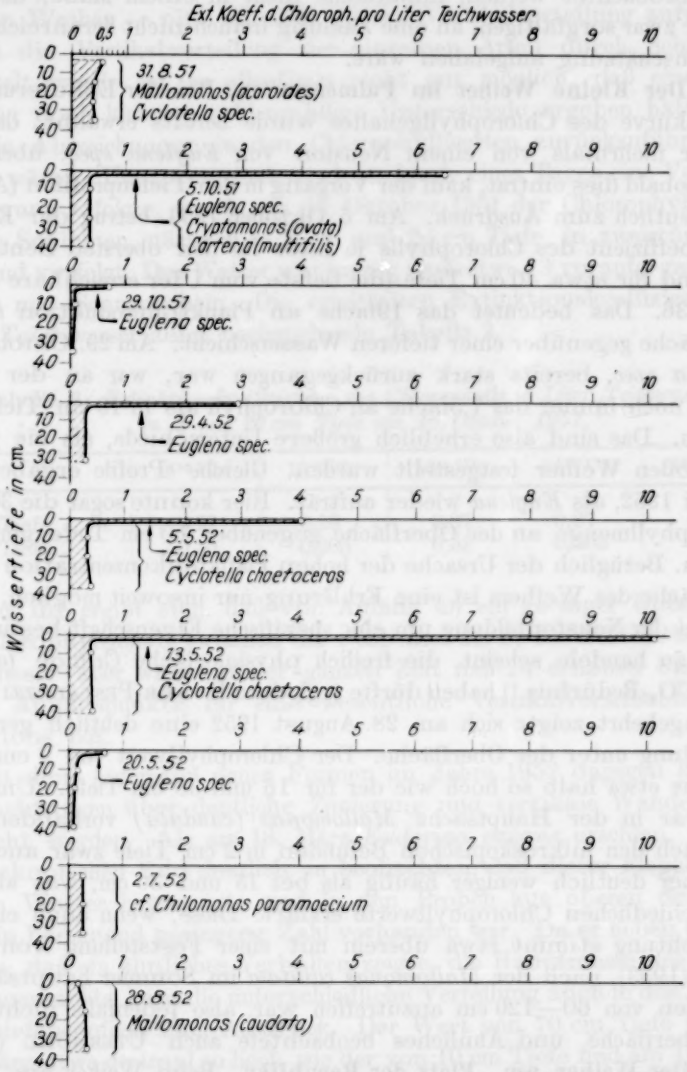


Abb. 5. Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes im Kleinen Weiher im Palmengarten. o——o Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser.

weichungen, die als real zu betrachten sind, lehrt ein Blick auf später darzustellende Tiefenprofile mit wirklicher Vertikalschichtung, daß von einer solchen im Großen Weiher nicht die Rede sein kann. Vor allem waren niedrigere Chlorophyllwerte keineswegs auf die Oberfläche

beschränkt, sondern kamen in allen Tiefen gelegentlich vor. Eine Bevorzugung bestimmter Wassertiefen durch einzelne Arten konnte ebenfalls nicht beobachtet werden, mindestens nicht in einem Maße, daß dies bei der zwar sorgfältigen, an eine Zählung freilich nicht heranreichenden Mengenschätzung aufgefallen wäre.

2. Der Kleine Weiher im Palmengarten. Bei der Erläuterung der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes wurde bereits erwähnt, daß der Weiher mehrmals von einem Neuston von *Euglena spec.* überzogen war. Sobald dies eintrat, kam der Vorgang in den Tiefenprofilen (Abb. 5) sehr deutlich zum Ausdruck. Am 5. Oktober 1951 betrug der Extinktionskoeffizient des Chlorophylls je Liter für den obersten Zentimeter 6,48 und für etwa 40 cm Tiefe (die tiefste vom Ufer erreichbare Stelle) nur 0,36. Das bedeutet das 19fache an Planktonproduktion an der Oberfläche gegenüber einer tieferen Wasserschicht. Am 29. Oktober, als *Euglena spec.* bereits stark zurückgegangen war, war an der Oberfläche noch immer das 7,5fache an Chlorophyll als in 10 cm Tiefe vorhanden. Das sind also erheblich größere Unterschiede, als sie jemals im Großen Weiher festgestellt wurden. Gleiche Profile ergaben sich im Mai 1952, als *Euglena* wieder auftrat. Hier konnte sogar die 30fache Chlorophyllmenge an der Oberfläche gegenüber 10 cm Tiefe gemessen werden. Bezüglich der Ursache der hohen Planktonkonzentration in der Oberfläche des Weihers ist eine Erklärung nur insoweit möglich, als es sich bei der Neustonbildung um eine spezifische Eigenschaft bestimmter Arten zu handeln scheint, die freilich physiologische Gründe (extrem hohes CO_2-Bedürfnis ?) haben dürfte (vgl. dazu HUBER-PESTALOZZI 1938).

Umgekehrt zeigte sich am 28. August 1952 eine deutlich geringere Besiedlung unter der Oberfläche. Der Chlorophyllwert von 2 cm Tiefe war nur etwa halb so hoch wie der für 15 und 35 cm Tiefe. Um diese Zeit war in der Hauptsache *Mallomonas (caudata)* vorhanden. Sie trat nach den mikroskopischen Befunden in 2 cm Tiefe zwar auch auf, war aber deutlich weniger häufig als bei 15 und 30 cm, was also die unterschiedlichen Chlorophyllwerte erklärt. Diese, wenn auch einzelne Beobachtung stimmt etwa überein mit einer Feststellung von WEIMANN (1933), nach der *Mallomonas caudata* im Sommer hauptsächlich in Tiefen von 60—120 cm anzutreffen war, also jedenfalls nicht nahe der Oberfläche, und Ähnliches beobachtete auch UTERMÖHL (1925).

3. Der Weiher am „Platz der Republik". Beim Weiher am „Platz der Republik" wurden im Herbst 1951, als die Planktonzusammensetzung weitgehend der des Großen Weihers im Palmengarten glich, mehrfach kleinere Abweichungen zwischen den Chlorophyllwerten der verschiedenen Tiefen festgestellt. Hierbei konnte jedoch kein Nachweis über Zusammenhänge mit der Witterung erbracht werden, da an sonnigen Tagen sowohl höhere als niedrigere Chlorophyllgehalte in oberen Wasser-

schichten gefunden wurden. Ebenso konnte keine auffällige Zonierung der das Planktonbild bestimmenden Arten als Ursache der ungleichen Chlorophyllwerte ermittelt werden, da sie fast immer — wie auch im Großen Weiher — eine offenbar gleiche Vertikalverteilung aufwiesen. Da ja die Vertikalverteilung der einzelnen Arten durch Schätzung ermittelt wurde, ist es allerdings recht gut möglich, daß eine Auszählung doch kleinere zahlenmäßige Unterschiede ergeben hätte, auf die die Abweichungen in den Chlorophyllwerten zurückzuführen gewesen wären. Um zu ergründen, ob im Laufe eines Tages eine Vertikalwanderung erfolgte, wurde am 16. Oktober 1951 der Chlorophyllgehalt zweier Schichten, nämlich in 1 cm und 20 cm Tiefe, in zweistündigem Abstand verfolgt. Das Wetter war sonnig nach etwa 13 voraufgegangenen Tagen mit Sonnenschein. Die ermittelten Extinktionskoeffizienten je Liter Teichwasser zeigt nachstehende Tabelle 3.

Tabelle 3. *Extinktionskoeffizienten des Chlorophylls je Liter Teichwasser in 1 und 20 cm Tiefe am 16. Oktober 1951.*

	8^{55} Uhr	11^{05} Uhr	13^{15} Uhr	14^{50} Uhr	16^{45} Uhr
1 cm Tiefe . . .	0,27	0,29	0,27	0,27	0,27
20 cm Tiefe . . .	0,30	0,305	0,32	0,305	—

Aus ihr ergibt sich, daß von Anfang an ein geringer Unterschied im Chlorophyllgehalt zwischen der 1 cm- und der 20 cm-Schicht bestand, daß dieser aber während der ganzen Zeit nahezu erhalten blieb und keine Anhaltspunkte für eine wesentliche Vertikalverschiebung des Planktons bot.

Mit dem Auftreten neuer Formen im Jahre 1952 dagegen konnten Beobachtungen über deutliche Zonierung und vertikale Wanderungen gemacht werden. Als am 18. März *Eudorina elegans* erschien, war im mikroskopischen Bild deutlich zu beobachten, daß dieser Flagellat das tiefere Wasser bevorzugte und in den Proben aus oberen Schichten stets in bedeutend geringerer Zahl vorhanden war. Da er neben *Gonium sociale*, das ein ähnliches Verhalten zeigte, die Hauptmasse des Planktons ausmachte, kam die unterschiedliche Verteilung auch in den Chlorophylltiefenprofilen zum Ausdruck. Der Wert von 70 cm Tiefe war am 18. März etwa dreimal so hoch wie der von 10 cm Tiefe und am 10. April beispielsweise für 10 und 20 cm Tiefe gleich Null, während sich der von 45 cm Tiefe bis auf 70 cm Tiefe verdoppelte. An einigen anderen Tagen war die mikroskopisch stets erkennbare Meidung der obersten Wasserschichten durch *Eudorina elegans* in den Chlorophylltiefenprofilen nicht so ausgeprägt, da dann das häufigere Begleitplankton die Schichtung verwischte.

Tabelle 4. *Tiefenverteilung des Planktons im Weiher am „Platz der Republik" am 18. März und 10. April 1952.*

	Wassertiefe cm	*Eudorina elegans*	*Gonium sociale*	*Synedra (affinis)*	*Synedra sp. sp.*	*Asterionella formosa*	*Scenedesmus quadric.*	Extinktionskoeffizient des Chlorophylls
18. März	10	—	wenig	—	wenig	einzeln	—	0,05
	40	einzeln	öfters	—	wenig	—	—	0,08
	70	öfters	öfters	—	wenig	einzeln	einzeln	0,145
10. April	1	einzeln	—	wenig	wenig	—	—	0
	10	einzeln	—	wenig	wenig	einzeln	—	0
	45	einzeln	—	wenig	wenig	—	einzeln	0,06
	70	häufig	—	einzeln	einzeln	—	einzeln	0,11

Die stärkste Vertikalschichtung stellte sich ein, als *Aphanizomenon flos aquae* den Weiher besiedelte. Gleich nach dem Auftreten dieser Blaualge am 15. Juli, als für einige Zeit keine Laborarbeit möglich war, fiel bereits eine Erscheinung auf, die dringend nach Untersuchung verlangte. In den frühen Vormittagsstunden war beim Vorbeigehen am Teich zu sehen, daß sich die Lager von *Aphanizomenon* unter der Wasseroberfläche besonders dicht angesammelt hatten und teilweise lockere Klumpen bildeten. An den Nachmittagen dagegen sah der Weiher sehr oft ganz anders aus. Dann waren die oberen Schichten — schätzungsweise etwa 30 cm — von den *Aphanizomenon*-Lagern nahezu völlig frei und man blickte durch klares Wasser auf eine in der Tiefe schwebende dichte Algenschicht darauf. Diese Erscheinung erstreckte sich in den meisten Fällen gleichmäßig über den ganzen Weiher. Am darauffolgenden Morgen waren die Algenlager erneut bis unmittelbar unter die Oberfläche versammelt.

Aus der Reihe der Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes, die dann später ermittelt wurden, seien zwei dargestellt, die den Vorgang veranschaulichen. Am 7. August ergab sich um 8^{30} Uhr eine besonders ausgeprägte Ansammlung von *Aphanizomenon* unter der Wasseroberfläche, die sich in einem viermal größeren Chlorophyllwert gegenüber 30 cm Tiefe ausdrückte (Abb. 6). 2 Std später war eine bedeutende Entvölkerung der obersten Schicht eingetreten, obgleich das Wetter bedeckt mit nur gelegentlichem Sonnenschein war. Um 13 Uhr hatten sich nach unmittelbar vorausgegangenem Platzregen die 1 cm- und die 30 cm-Schicht in ihrem Chlorophyllgehalt wieder angeglichen, während bei 60 cm ein Rückgang gegenüber 10^{35} Uhr eingetreten war. Um 15^{10} Uhr war das Bild noch das gleiche, aber um 17^{50} Uhr, nachdem 4 Std Sonnenschein geherrscht hatte, war an der Oberfläche der Chlorophyllgehalt wieder stark zurückgegangen, während bei 30 cm eine leichte Anreicherung, bei 60 cm ein weiterer kleiner Rückgang erfolgt war.

Beim Vergleich der Tiefenprofile taucht nun die Frage auf, wo denn die um 8^{30} Uhr unter der Oberfläche vorhandenen Algenmassen hingekommen sind, da sie später in keiner anderen Schicht sichtbar in

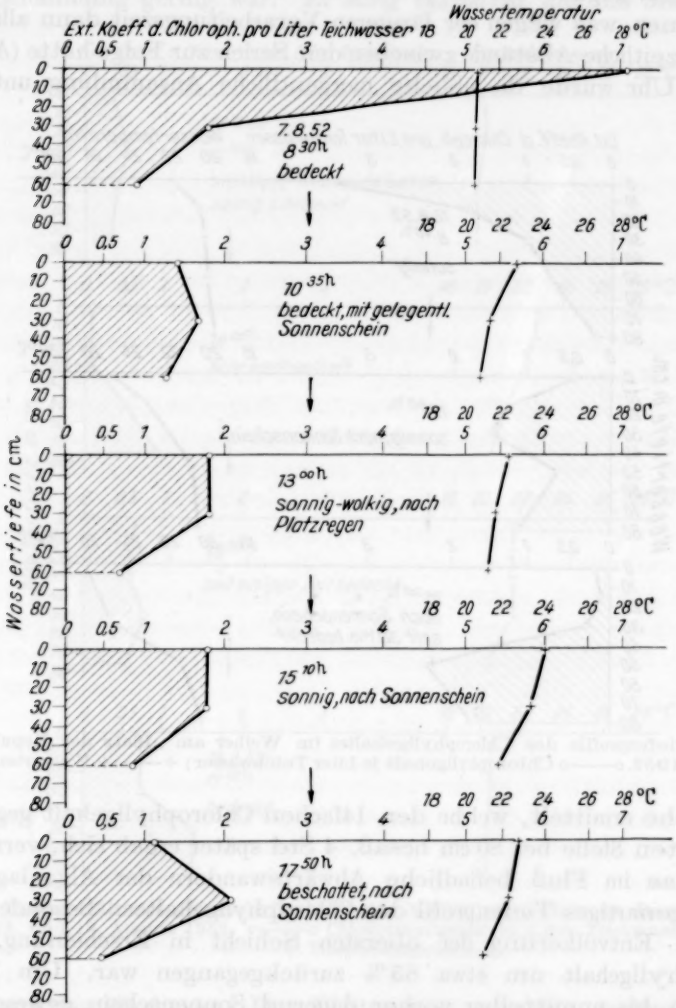


Abb. 6. Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes im Weiher am „Platz der Republik" am 7. August 1952. o——o Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser; +——+ Wassertemperatur.

Erscheinung traten. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß der Abstand von 30 cm in der Vertikalen zwischen den Entnahmepunkten zu groß gewesen ist und daß dazwischen irgendwo eine höhere Planktonkonzentration vorhanden gewesen sein kann. An ein schräges Abwärtssinken muß jedoch angesichts der beobachteten Horizontalverschie-

bungen auch gedacht werden, so daß die von der Oberfläche verschwundenen Algenlager — dieses Verschwinden war völlig sicher und überall gleichmäßig! — an der Entnahmestelle nicht erfaßt wurden.

Am 12. August wurden jeweils aus 5 verschiedenen Tiefen Proben entnommen, was wegen der längeren Verarbeitungszeit dann allerdings größere zeitliche Abstände zwischen den Serien zur Folge hatte (Abb. 7). Um 8^{40} Uhr wurde die übliche morgendliche Ansammlung unter der

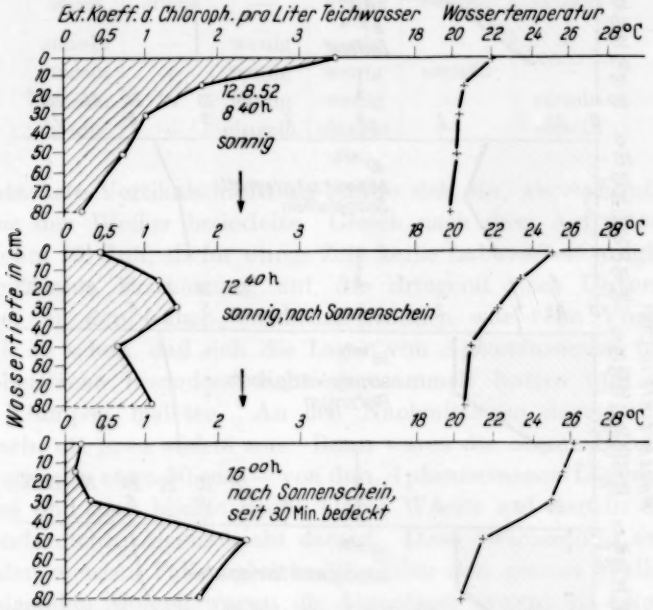


Abb. 7. Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes im Weiher am „Platz der Republik" am 12. August 1952. o——o Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser; +——+ Wassertemperatur.

Oberfläche ermittelt, welche den 14fachen Chlorophyllgehalt gegenüber der tiefsten Stelle bei 80 cm besaß. 4 Std später ergab sich, vermutlich durch das im Fluß befindliche Abwärtswandern der Algenlager, ein recht eigenartiges Tiefenprofil des Chlorophyllgehaltes. Besonders kraß trat die Entvölkerung der obersten Schicht in Erscheinung, deren Chlorophyllgehalt um etwa 85% zurückgegangen war. Um 16 Uhr, nachdem bis unmittelbar vorher dauernd Sonnenschein gewesen war, hatte sich das Tiefenprofil gegenüber dem Morgen annähernd umgekehrt und dürfte eine typische Nachmittagsvertikalverteilung darstellen. Bis 30 cm waren die Algenlager nur sehr spärlich vorhanden, bei 50 cm befand sich die Hauptmasse und bei 80 cm, dicht über dem Grunde, gleichfalls eine dichte Konzentration.

In ähnlicher Weise wurde das Verhalten von *Aphanizomenon* am 18. August verfolgt (Abb. 8). Da war um 11 Uhr bei sehr wechselhaftem,

bald sonnigem, bald bedecktem Wetter bereits eine Anreicherung in 30 cm Tiefe vorhanden. Um 16 Uhr war eine weitgehende Entvölkerung der Schicht von 1—30 cm Tiefe eingetreten, in der der Chlorophyllwert jetzt gleichmäßig gering war. Er stieg bis 50 cm auf das 5fache, bei

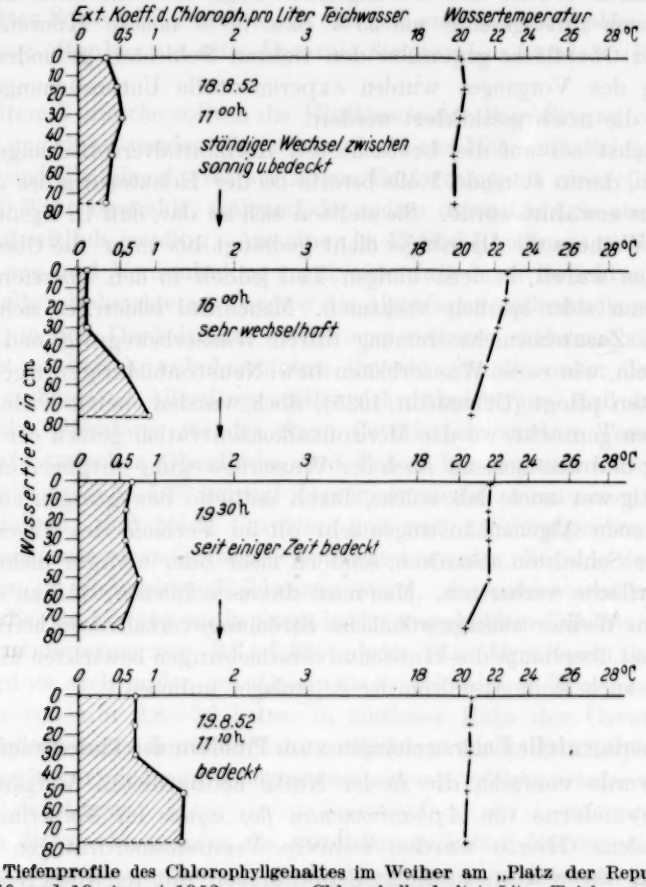


Abb. 8. Tiefenprofile des Chlorophyllgehaltes im Weiher am „Platz der Republik" am 18. und 19. August 1952. o——o Chlorophyllgehalt je Liter Teichwasser; +——+ Wassertemperatur.

75 cm auf das 9fache an. Das Wetter war weiterhin wechselhaft geblieben. Um 19^{30} Uhr, nachdem der Himmel einige Zeit dauernd bedeckt gewesen war, hatte zwischen 1 und 30 cm Tiefe wieder eine sichtbare Anreicherung mit Algenlagern eingesetzt, wogegen bei 75 cm eine Verminderung um die Hälfte eingetreten war. Am nächsten Vormittag um 11^{10} Uhr ergab sich, daß bei wiederum sehr wechselhaftem Wetter die Schicht von 1—30 cm Tiefe nur noch den halben Chlorophyllwert der tieferen Schicht besaß.

Diese Beobachtung wie auch eine Übersicht über alle ermittelten Tiefenprofile zeigt, daß das Abwärtswandern von *Aphanizomenon* nicht eindeutig als Folge starker Belichtung anzusehen ist, da es sich tagsüber praktisch bei jeder Wetterlage einstellte. Lediglich am 21. August bei regnerischem Wetter und am folgenden Tage bei bedecktem Himmel wurde noch mittags eine um 33% bzw. 50% höhere Konzentration unter der Oberfläche gegenüber den tieferen Schichten gefunden. Zur Deutung des Vorganges wurden experimentelle Untersuchungen angestellt, die noch geschildert werden.

Zunächst sei auf die beobachteten Horizontalverschiebungen eingegangen, deren störende Rolle bereits bei der Erläuterung des Jahresrhythmus erwähnt wurde. Sie stellten sich so dar, daß in irgendeinem Teil des Weihers die Algenlager dicht gedrängt bis unter die Oberfläche vorhanden waren, in dem übrigen Teil jedoch in den obersten Dezimetern nur sehr spärlich vorkamen. Manchmal schien es sich dabei um eine Zusammenschwemmung durch Wasserbewegung und Wind zu handeln, wie es bei Wasserblüten bzw. Neustonbildungen regelmäßig einzutreten pflegt (UTERMÖHL 1925), doch wurden ebenso viele Beobachtungen gemacht, wo die Horizontalkonzentration genau der Windrichtung und anscheinend auch der Wasserbewegung entgegen erfolgte. Eigenartig war auch, daß solche, durch seitliche Bewegungen zustande gekommenen Algenanhäufungen sehr oft im Verlaufe des Tages nicht in tiefere Schichten absanken, sondern mehr oder weniger dicht unter der Oberfläche verharrten. Man muß daraus schließen, daß an solchen Tagen im Weiher außergewöhnliche Strömungsverhältnisse herrschten, die einmal überhaupt die Horizontalverschiebungen bewirkten und zum anderen auch kein Absinken der Algenlager zuließen.

VII. Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Tiefenwanderung.

Es wurde versucht, die in der Natur beobachteten Vorgänge des Abwärtswanderns von *Aphanizomenon flos aquae* im Experiment zu wiederholen. Hierzu wurden mehrere Versuchsanordnungen vorgenommen. So wurden zunächst Schöpfproben mit reichlich *Aphanizomenon*-Lagern in 2 Standzylindern von 35 cm Höhe und 9 cm Durchmesser gefüllt. Der eine Zylinder wurde vor ein Fenster gestellt, der andere in eine sehr dunkle, vom übrigen Raum abgetrennte Ecke. In beiden Zylindern waren etwa 20 min nach dem Einfüllen die vorher gleichmäßig verteilten Lager unter der Oberfläche angehäuft. Bei dem im Dunkeln stehenden Zylinder verblieben sie 5 Tage lang unverändert dort, bis sie schließlich mehr und mehr Auflösungserscheinungen zeigten, wie sie später beim Rückgang der Alge im Weiher auch beobachtet wurden. Auch in dem am Fenster stehenden Zylinder blieben die Algenlager unter der Wasseroberfläche angesammelt. Nur zweimal, als durch

probeweise Beheizung des Raumes bzw. durch Sonnenschein eine stärkere Erwärmung des Wassers im Standzylinder erfolgte (auf 26,4 bzw. 29,4°), setzte eine lebhafte Zirkulation ein, bei der die Lager an der dem Fenster — und damit dem Heizkörper bzw. der Sonne — zugewandten Seite des Zylinders nach unten sanken und an der abgewandten Seite wieder aufstiegen. Es muß sich also bei *Aphanizomenon flos aquae* offenbar um eine Alge mit Steigtendenz handeln (RUTTNER 1914).

Weitere Versuche sollten die Einflüsse einer Beleuchtung von oben klären und dazu wurden Cuvetten von 24 cm Höhe mit Schöpfproben gefüllt und die eine davon aus 25 cm Entfernung mit einer Glühbirne von 200 Watt bestrahlt, während die andere deren Licht in etwa 50 cm Abstand seitlich empfing. Aus einer im 12 Std-Rhythmus wechselnden Belichtung und Verdunkelung ergab sich, daß durch Belichtung in der unmittelbar beleuchteten Cuvette die Algenlager größtenteils zu Boden sanken, in der Dunkelphase wieder emporstiegen, während sie in der zweiten, praktisch unbeleuchteten Cuvette ständig unter der Oberfläche verblieben. Allerdings stellte sich dabei heraus, daß durch die Nähe der Glühbirne in der einen Cuvette ein starker Temperaturgegensatz zwischen Oberfläche und Boden hervorgerufen wurde, der auf nur 24 cm 5,5—5,8° betrug! Darum wurde bei einem neuen Versuch so verfahren, daß beide Cuvetten (mit neuen Schöpfproben gefüllt) gemeinsam mit einer Glühbirne beleuchtet wurden, die eine dabei aber bis oben in fließendem Kühlwasser stand, die andere nur mit ihrer Basis. Bei Belichtung sanken nun in der ungekühlten Cuvette, die eine Temperaturspanne von 6,7—7,3° aufwies, die Algenlager zu Boden, während sie sich in der gekühlten, die bei niedrigerer Temperatur eine Spanne von nur 2,8—3° hatte, in mittlerer Höhe der Cuvette bzw. unverändert unter der Oberfläche aufhielten. In der Dunkelphase und dem damit verbundenen Temperaturausgleich erfolgte wieder das Aufsteigen der Lager.

Aus diesen Versuchen, die zweifellos mehrfach hätten wiederholt werden müssen, um eine sichere Aussage machen zu können, geht aber immerhin soviel hervor, daß es sich bei der Tiefenwanderung von *Aphanizomenon flos aquae* im Weiher um die Wirkung einer Reihe von komplexen Faktoren handelt. Eine Lichtwirkung allein darf ausgeschaltet werden, da ja in der Natur in den frühen Vormittagsstunden nach 3—4 Std Sonnenschein noch eine starke Konzentration von Algenlagern unter der Oberfläche vorhanden war und das spätere Absinken immer auch dort erfolgte, wohin beispielsweise der Schatten der Ufermauer fiel. Die Wassererwärmung dürfte eine gewisse Rolle spielen, doch ist die Frage ungeklärt, ob durch Überschreiten einer bestimmten Grenztemperatur der Vorgang ausgelöst werden kann oder ob größere

Temperaturgegensätze im Wasser nötig sind, die nämlich nur sehr selten beobachtet wurden (vgl. Abb. 7) und ebensogut auch als Folge des Absinkens und der Anhäufung in bestimmten Zonen gedeutet werden können. Schließlich greift möglicherweise noch eine Veränderung des spezifischen Gewichts durch Anhäufung von Assimilaten in den offenbar sehr verwickelten Vorgang ein.

VIII. Diskussion der Ergebnisse.

Bei einer kritischen Betrachtung der erzielten Ergebnisse muß, da ein Vergleich mit anderen derartigen Arbeiten über Weiher noch nicht möglich ist, geprüft werden, inwieweit die Chlorophyllbestimmung sich eignet, den Jahresrhythmus und die Vertikalschichtungen des Phytoplanktons in flachen Gewässern zu erfassen. Bei Abschluß der Arbeiten (Ende 1952) und der ersten Zusammenfassung ihrer Ergebnisse wurde die Brauchbarkeit der Methode vom Verfasser durchaus bejaht. Die ermittelten Jahreskurven des Chlorophyllgehaltes in einem Liter Wasser jedes der 3 untersuchten Weiher geben ja offenbar ein sehr anschauliches Bild von der Produktionskraft der Weiher und den mengenmäßigen Veränderungen ihres Gesamtphytoplanktons. GILLBRICHT (1952a) macht aber darauf aufmerksam, daß in Meerwasserschöpfproben ein Teil des Chlorophylls an den Detritus gebunden sei und der chlorophyllhaltige Detritus die lebende Planktonsubstanz im Jahresmittel etwa viermal an Menge übertreffe. Unter diesen Gesichtspunkten könnten die Jahreskurven möglicherweise, da im Süßwasser anscheinend noch keine entsprechenden Feststellungen getroffen wurden, einen mehr oder weniger großen Fehler enthalten. Dieser dürfte allerdings insofern weniger ins Gewicht fallen, als im vorliegenden Falle ja keine Absolutwerte angegeben wurden, insbesondere keine Berechnung der gesamten Gewichtsmengen Chlorophyll in den Weihern erfolgte. Eine $\pm$ große Menge detritusgebundenen Chlorophylls könnte höchstens die Kurven als Ganzes etwas überhöht haben, jedoch dürfte dadurch Verlauf und Aussehen derselben nicht verändert worden sein, da nach GILLBRICHT der Zusammenhang von chlorophyllhaltigem Detritus und Phytoplanktonbestand unverkennbar war.

Notwendig erscheint ein Hinweis darauf, daß selbst bei flachen Gewässern eine unterschiedliche Vertikalverteilung erwartet werden muß. Probenentnahmen dürfen sich daher nicht auf eine einzige Tiefe beschränken. Auch muß darauf geachtet werden, daß keine zu großen zeitlichen Abstände zwischen den Untersuchungstagen entstehen. Es zeigte sich, daß das Auftreten vor allem von Flagellaten in recht kurzer Zeit vor sich gehen kann, so daß ein Zwischenraum von mehr als 10 Tagen als nicht ganz unbedenklich anzusehen ist. Zwangspausen während der vorliegenden Arbeit machten z. B. im August/September 1952 die

Erfassung von *Euglena spec.* unmöglich, deren Vegetationszeit im Frühjahr 1952 etwa 3 Wochen, vom ersten Auftreten bis zum völligen Verschwinden, gedauert hatte. Schließlich zeigte das Verhalten von *Aphanizomenon flos aquae*, daß dem Problem der horizontalen Verteilung Aufmerksamkeit geschenkt werden muß. Schwarmbildungen, besonders bei rascher beweglichen Arten (WEIMANN 1933, 1934), können ebenso erwartet werden wie Zusammenschwemmungen bei echten Wasserblüten (UTERMÖHL 1925).

Bezüglich ihres Verlaufes und Aussehens weisen die ermittelten Jahreskurven des Chlorophyllgehaltes bereits unter sich bemerkenswerte Unterschiede auf, die jeweils auf die Planktonbevölkerung der einzelnen Weiher zurückzuführen sind. Diese Unterschiede bestehen aber auch gegenüber den vorliegenden Jahreskurven des Chlorophyllgehaltes anderer, und zwar andersgearteter Gewässer, wie sie GESSNER und HANDKE veröffentlichten. Die Kurven des eutrophen Weßling-Sees und des oligotrophen Starnberger Sees (GESSNER 1944, 1949) sind denen der 3 Weiher völlig unähnlich. Beim Starnberger See zeigt die Kurve schon vom Juli ab ein ständiges Abnehmen des Chlorophyllgehaltes, das bis zum Dezember nahezu linear verläuft. Der Weßling-See zeigt mehrere starke Schwankungen, von denen die am schärfsten ausgeprägte im April nach der Eisschmelze als sehr rasche Zunahme des Chlorophyllgehaltes in Erscheinung tritt, während eine 2. Spitze in der Kurve im November nach der herbstlichen Vollzirkulation liegt. Gewisse Übereinstimmungen lassen sich am ehesten noch zwischen der Jahreskurve des Chlorophyllgehaltes des Süßen Sees bei Halle (HANDKE 1941) und der des Großen Weihers im Palmengarten finden. Im Süßen See war die Entwicklung gekennzeichnet durch das Auftreten eines Mischplanktons im Mai und Juni, eines Blaualgen-Planktons im August und September und eines Diatomeen-Planktons in den Monaten Dezember und Januar. Abgesehen von dem Mischplankton, das als ständiger Begleiter vorhanden war und zahlenmäßig nicht sehr ins Gewicht fiel, war die Aufeinanderfolge Blaualgen—Diatomeen 1951 auch im Großen Weiher zu beobachten, beides nur zeitlich früher. Im Gegensatz zum Süßen See war bei allen 3 Weihern während des Winters das Plankton so gut wie völlig verschwunden. — Da die Ergebnisse von WEIMANN (1934) die jahreszeitlichen Schwankungen der einzelnen Arten und nicht die des Gesamtphytoplanktons wiedergeben, ist ein direkter Vergleich mit dem von ihm untersuchten Weiher nicht möglich.

Die Brauchbarkeit der Chlorophyllbestimmung zur Feststellung von Vertikalschichtungen in flachen Gewässern hängt davon ab, wie hohe Ansprüche gestellt werden. Zur Erkennung kleinster zahlenmäßiger Unterschiede dürfte sie ebensowenig benutzbar sein wie selbstverständlich dann, wenn es um das Verhalten und die Anordnung der einzelnen

Formen geht. Unterschiede in der Planktondichte, die nicht allzu gering sind, werden jedoch mit Sicherheit erfaßt und treten in den Tiefenprofilen klar in Erscheinung, jedoch ist kaum anzugeben, wie groß die Differenz der Individuenzahl zweier Proben mindestens sein muß, damit der Unterschied bei der Ausmessung der daraus gewonnenen Chlorophyllextrakte zutage tritt. Dabei spielt die Genauigkeit der quantitativen Erfassung ebenso eine Rolle wie die Meßgenauigkeit des Pulfrich-Photometers, der Chlorophyllgehalt der verschiedenen Planktonarten und die gefilterte Wassermenge.

Über die beobachteten Vertikalschichtungen von *Aphanizomenon flos aquae*, *Euglena spec.* und *Eudorina elegans* läßt sich nur teilweise ein Vergleich mit ähnlichen Feststellungen anstellen. BETHGE (1952) erwähnt z. B. eine von ihm beobachtete negative Phototaxis bei *Eudorina* und auch *Gonium sociale*, die mit dem Verhalten im Weiher am „Platz der Republik" übereinstimmen würde. Es muß nur allgemein auffallen, daß angesichts der zahlreichen von WEIMANN (1933, 1934) festgestellten Formen mit ausgeprägter Tageswanderung und Vertikalschichtung so wenige entsprechende Beobachtungen in den 3 Weihern gemacht werden konnten. Das mag zunächst darauf zurückzuführen sein, daß bekanntlich der Mengenanteil der einzelnen Arten in jeder Tiefe nur geschätzt und nicht gezählt wurde, wodurch kleinere zahlenmäßige Unterschiede sicherlich übersehen wurden. Hauptsächlich liegt es aber wohl daran, daß in den 3 Weihern in besonders hohem Maße Arten vorhanden waren, denen jegliche Neigung zu einer vertikalen Verschiebung fehlte. Das dürften vor allem die Blaualgen sein (*Aphanizomenon* natürlich ausgenommen) und dann die artenreichen Begleiter aus der Ordnung der Protococcales, auch wohl die Conjugaten und Diatomeen. Somit stellt auch die Tiefenverteilung — ob gleichmäßig oder unterschiedlich — zweifellos eine Eigenheit jedes der 3 Weiher und ihrer pflanzlichen Schwebeflora dar und erst die Ausdehnung der Untersuchungen auf zahlreiche derartige Gewässer könnte möglicherweise zur Feststellung ähnlicher Verhältnisse führen.

Zusammenfassung.

Es wurde versucht, die Phytoplanktonproduktion dreier Weiher in Frankfurt a. M. über einen Zeitraum von 18 Monaten zu verfolgen. Als Maßstab für die Planktondichte diente die aus einem Liter Wasser gewonnene Chlorophyllmenge, deren Extinktionskoeffizient mit dem Pulfrich-Photometer unter Verwendung des Filters S 61 bestimmt wurde. Besonderer Wert wurde auch auf die Erkennung etwaiger vertikaler Schichtungen gelegt. Als Umweltsfaktoren wurden bezüglich ihres Einflusses auf die Planktonentwicklung die Wassertemperatur und der allgemeine Witterungsablauf verfolgt.

1. Der Große Weiher im Palmengarten war gekennzeichnet durch das Auftreten der Blaualgen *Oscillatoria (limnetica)* und *Anabaena spec.* während der Sommermonate. Diesen folgte 1951 die Diatomee *Synedra (affinis)*, die im Jahre 1952 der Blaualgenentwicklung vorausging und dafür im Herbst nicht mehr auftrat. Das artenreiche Begleitplankton, das aber zahlenmäßig nicht sehr in Erscheinung trat, setzte sich zum großen Teil aus Grünalgen *(Protococcales)* zusammen. Während der Wintermonate war das Plankton nahezu verschwunden.

2. Der Weiher am „Platz der Republik" glich im Jahre 1951 stark dem vorigen und hatte das gleiche Plankton. Dieses wurde durch Ablassen des Weihers während des Winters 1951/52 vernichtet. Es erfolgte im Jahre 1952 eine allmähliche Neubesiedlung, bei der zunächst mehrere Formen sich in kurzfristigem Auftreten abwechselten, bis in den Sommermonaten die Massenentwicklung der Blaualge *Aphanizomenon flos aquae* dem Weiher einen lang andauernden Aspekt gab.

3. Der stark saprobe Kleine Weiher im Palmengarten hatte ein ganz anders geartetes Plankton, in dem Flagellaten, z. B. *Euglena spec., Carteria multifilis, Cryptomonas (ovata)* und *Mallomonas (caudata)*, die Hauptrolle spielten. Diese kamen in beiden Jahren, teils zusammen, teils sich ablösend, für jeweils kurze Zeit zu sehr starken Massenvermehrungen. *Euglena spec.* dürfte regelmäßig im Frühjahr und Spätsommer jeden Jahres erscheinen. Auch im Kleinen Weiher war während der Wintermonate kaum Plankton vorhanden.

4. Zusammenhänge zwischen Wassertemperatur und Planktonentwicklung sind nur in großem Rahmen zu erkennen, insofern als sich das Plankton nur bei nicht allzu niedriger Wassertemperatur reichlich entwickelte. Im Gegensatz zu manchen großen Gewässern gab es während der Wintermonate nur sehr wenig Plankton und nie Massenentwicklungen. Übereinstimmungen von Plankton- und Temperaturmaxima finden sich zwar hin und wieder, doch war ebensooft ein entsprechender Zusammenhang nicht ersichtlich. Die Diatomee *Synedra (affinis)* scheint durch zu hohe Temperaturen an der Vermehrung gehindert zu werden, da sie im Herbst 1951 gerade mit stark fallender Wassertemperatur zur Massenentwicklung gelangte und im April 1952 ein starker Anstieg der Wassertemperatur die beginnende Entfaltung offenbar unterdrückte.

5. Schichtungen des Planktons in der Vertikalen wurden nur in verhältnismäßig wenigen Fällen beobachtet. Hierzu gehört das Auftreten von *Euglena spec.* als Neuston-Bildner im Kleinen Weiher, sowie umgekehrt die Bevorzugung tieferer Schichten durch *Eudorina elegans* und *Mallomonas (caudata)*. Bemerkenswert war das Aufwärts- und Abwärtswandern der Blaualge *Aphanizomenon flos aquae* im Weiher am „Platz der Republik". Das Abwärtswandern trat gewöhnlich gegen

Mittag ein, das Aufwärtswandern begann gegen Abend und führte vormittags zu einer starken Anhäufung unter der Oberfläche. Die Erscheinung muß auf eine Reihe ineinandergreifender Faktoren zurückgeführt werden, da die Belichtung allein — wie auch in Experimenten sichtbar wurde — nicht verantwortlich ist, aber die Wassererwärmung eine Rolle zu spielen scheint. Im übrigen konnten keine Anhaltspunkte für ausgeprägte Schichtungen und Wanderungen, selbst nach längeren Sonnenscheinperioden, festgestellt werden.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1951 und 1952 auf Anregung von Herrn Prof. Dr. C. MONTFORT durchgeführt, dem ich dafür und für das stete fördernde Interesse am Fortgang der Arbeit herzlich danke. Auch Herrn Prof. Dr. K. EGLE bin ich für manchen wertvollen Rat sehr dankbar.

Literatur.

AKTINS, W. R. G., and P. G. JENKINS: Seasonal changes in the phytoplancton during the year 1951—1952 as indicated by spectrophotometric chlorophyll estimations. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd, **31**, 495—508 (1953). — BETHGE, H. Beiträge zur Kenntnis des Teichplanktons I. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 93—101 (1952). — Beiträge zur Kenntnis des Teichplanktons II. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 188—197 (1953). — FINDENEGG, I.: Die Planktonproduktion im oligotrophen und eutrophen See. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **40**, 197—207 (1940). — GARDINER, A.: Measurement of phytoplancton by pigment extraction method. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd. **25** (1941). — GESSNER, F.: Der Chlorophyllgehalt der Seen als Ausdruck ihrer Produktivität. Arch. f. Hydrobiol. **40**, 687—732 (1944). — Der Chlorophyllgehalt im See und seine photosynthetische Valenz als geophysikalisches Problem. Schweiz. Z. Hydrol. **11**, 378—410 (1949). — Das Phytoplankton der Seen Oberbayerns in seiner quantitativen Entfaltung. Ber. bayr. bot. Ges. **28** (1950). — GESSNER, F., u. A. DIEHL: Die Wirkung natürlicher Ultraviolettstrahlung auf die Chlorophyllzerstörung von Planktonalgen. Arch. f. Mikrobiol. **15**, 439—454 (1951). — GILLBRICHT, M.: Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. Kiel. Meeresforsch. **8**, 173—192 (1952a). — Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. II. Kiel. Meeresforsch. **9**, 51—61 (1952b). — GRIM, J.: Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee), sowie deren rechnerische Auswertung. Int. Rev. d. Hydrobiol. **39**, 193—315 (1939). — Zur Klärung einiger produktionsbiologischer Begriffe in der Seenkunde. Arch. f. Hydrobiol. **44**, 1—14 (1950). — HANDKE, H. H.: Hydrographische und biochemische Untersuchungen über die Planktonproduktionskraft des Süßen Sees bei Halle. Bot. Archiv **42**, 149 (1941). — HARVEY, H. W.: Measurement of phytoplancton population. J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth **19**, 761—773 (1934). — HUBER-PESTALOZZI, G.: Das Phytoplankton des Süßwassers. (Die Binnengewässer, Bd. 16, Teil 1 u. 2.) 1938. — JÄRNEFELT, H.: Plankton als Indikator der Trophiegruppen der Seen. Ann. Acad. Sci. fenn., Ser. A, IV, **18**, 3—29 (1952). — JÖRGENSEN, I., and W. STILES: Carbon assimilation. New Phytologist **15** (1916). — KOZMINSKI, Z.: Über die Chlorophyllverteilung in einigen Seen von Nordost-Wisconsin (USA). Arch. f. Hydrobiol. u. Ichtyol. Suwalki (1939). — KREY, J.: Die Bestimmung des Chlorophylls in Meerwasserschöpfproben. J. Conseil permanent int. Explorat. Mer **14**, 201—209 (1939). — Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons. Kiel. Meeresforsch. **7**, 58—75 (1950). — Die Untersuchung des Eiweißgehaltes in kleinen Planktonproben. Kiel. Meeresforsch. **8**, 164—172 (1952a). — Die Biomasse des marinen Planktons. Kiel. Meeresforsch. **9**, 43—50 (1952b). — NAUMANN, E.:

Limnologische Terminologie. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Bd. 9, Teil 3. 1932. — Oye, P. van: Planktonspektra. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **35**, 328—338 (1937). — Pascher, A.: Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 1913—1936. — Rao, C. B.: On the distribution of algae in a group of six small ponds. J. Ecology **41**, 62—71 (1953). — Rodhe, W.: Environmental requirements of fresh-water plancton algae. Symbolae Bot. Upsalienses **10**, 1—149 (1948). — Round, F. E.: An investigation of two benthic algal communities in Malham Tarn, Yorkshire. J. Ecology **41**, 174—197 (1953). — Ruttner, F.: Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. Fortschr. naturwiss. Forsch. **10** (1914). — Ruttner, F., u. F. Sauberer: Durchsichtigkeit des Wassers und Planktonschichtung. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **37**, 405—419 (1938). — Scheele, M:. Systematisch-ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora der Fulda. Arch. f. Hydrobiol. **46**, 305—423 (1952). — Spencer, J. L.: The net phytoplancton of Quabbin Reservoir, Massachusetts, in relation to certain environmental factors. Ecology **31**, 409—425 (1950). — Thienemann, A.: Der Produktionsbegriff in der Biologie. Arch. f. Hydrobiol. **22**, 616—622 (1931). — Utermöhl, H.: Die Besiedelung ostholsteinischer Seen mit Schwebpflanzen. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **5**, 1—527 (1925). — Neue Wege in der quantitativen Erforschung des Planktons (mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons). Verh. int. Verein. theor. u. angew. Limn. **5**, 567—596 (1931). — Weimann, R.: Hydrobiologische und hydrographische Untersuchungen an zwei teichartigen Gewässern. Beih. bot. Cbl., 2. Abt. **51**, 397—476 (1934). — Über Phytoplanktonperiodizität, deren Beziehungen zum Nitrat-, Kieselsäure- und Phosphatgehalt des Wassers, Schichtungen und Wanderungen. Verh. int. Verein. theor. u. angew. Limn. **6**, 291—298 (1933).

Dr. H. Nothdurft, Staatsinstitut für Angewandte Botanik, Hamburg 36, Bei den Kirchhöfen 14.

Planta, Bd. 43, S. 528—536 (1954).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
und dem Physiologisch-chemischen Institut der Universität Göttingen.

EINFLUSS VERSCHIEDENEN LICHT-DUNKELWECHSELS AUF DIE RHYTHMIK DER PHOSPHATASEAKTIVITÄT IN DEN BLÄTTERN VON *KALANCHOË BLOSSFELDIANA*.

Von

MARIA EHRENBERG.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 31. März 1954.)

Die Untersuchungen über den von BÜNNING (erstmals 1937) entwickelten Zusammenhang zwischen dem Photoperiodismus und der endogenen Tagesrhythmik der Pflanzen haben seither und besonders in der jüngsten Zeit diesem Zusammenhang immer mehr Wahrscheinlichkeit gegeben. BÜNNING sieht bekanntlich in einer unterschiedlichen Lichtempfindlichkeit der beiden Phasen der endogenen Tagesrhythmik den Grund für die photoperiodische Reaktionsweise der Pflanzen. Während noch 1948 MELCHERS und LANG insofern einen „stichhaltigen Beweis" dafür vermißten, als unter anderem besonders der Nachweis noch nicht erbracht sei, „daß bei Objekten mit scharfer (möglichst qualitativer) photoperiodischer Reaktionsweise der Verlauf der endogenen Rhythmik diesen (BÜNNINGs) Vorstellungen entspricht" (S. 146), konnten seither mehrere Arbeiten einen positiven Beitrag zu diesem Punkte liefern (BÜNNING 1948, 1950, 1951a, 1951b, BEZLER und BÜNNING 1950, BÜNSOW 1953a, 1953b, BECKER 1953). Auch die hier vorliegende Arbeit wurde auf Grund der obigen Überlegung unternommen. Die Untersuchungen über die Tagesrhythmik der Fermentaktivität bei *Phaseolus multiflorus* (EHRENBERG 1950) hatten zwar den notwendigen und noch ausstehenden Beweis für die gleichartige Reaktionsweise von äußerer und innerer Rhythmik unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen erbracht, sie ließen aber eine direkte Anwendung auf den Photoperiodismus bei Kurztagspflanzen im allgemeinen und bei der uns besonders interessierenden Kurztagspflanze *Kalanchoë Blossfeldiana* im besonderen nicht oder nur bedingt zu. Daher wurden gleichartige Versuche an dieser bezüglich ihres photoperiodischen Verhaltens ausgezeichnet untersuchten Pflanze (s. Literatur bei HARDER 1948) durchgeführt, und zwar wurde die Rhythmik der Phosphataseaktivität in verschiedenem Licht-Dunkelwechsel bestimmt.

Methodik.

Aus den im Versuchsgewächshaus vegetativ angezüchteten *Kalanchoë*-Pflanzen wurden für die Analyse eines Rhythmus etwa 100 Pflanzen von gleichem Alter und gleichem Wuchs ausgewählt, bei denen außerdem die Blätter eines bestimmten Wirtels und zwar des 6. von oben, gleiche Größe und Gestalt besaßen. Diese Pflanzen standen dann während 8 Tagen in dem zu untersuchenden Rhythmus, und zwar in einer Dunkelkammer mit konstanter Temperatur von $20^0 \pm 1$. Die Beleuchtung erfolgte — wenn nicht anders vermerkt — durch drei 200 W-Birnen sowie 12 Osram-Leuchtstoffröhren (HNG 70, 16 W [8] m 31), die in einem Abstand von 70 cm über den Pflanzen angebracht waren. Etwa eintretende Temperaturschwankungen infolge des Lichtein- bzw. -ausschaltens wurden durch jeweilige Ausschaltung der Raumheizung mittels Kontaktthermometer sowie durch Ventilation vermieden. Der Raum um die Pflanzen war zur Erhöhung der Lichtintensität weiß ausgekleidet; diese betrug im Bereich der zu analysierenden Wirtel 3000—4000 Lux.

Zur Analyse des Rhythmus wurden in Intervallen von 3 bzw. 4 Std Blätter des betreffenden Wirtels entnommen, wobei das zu Beginn des Intervalls entnommene eine Wirtelblatt (a) als Bezugspunkt für das am Ende desselben Intervalls abgeerntete andere (b) benutzt wurde. Die Differenz zwischen a und b gibt Größe und Richtung der Veränderung der Phosphataseaktivität innerhalb des betreffenden Intervalls an. Die Blatthälftenmethode konnte hier nicht wie bei *Phaseolus* angewandt werden, da sich, wie Versuche ergaben, der Wundreiz schon bald bemerkbar macht und das Ergebnis stört. Die Voraussetzung: gleiche Fermenttätigkeit zweier Organe oder Organteile im gleichen Zeitpunkt, um das eine als Bezugspunkt für das andere verwenden zu können, war bei den Wirtelblättern eines Wirtels (*Kalanchoë* hat kreuz-gegenständige Blattstellung) dann gegeben, wenn mindestens 10 Blattpaare gemeinsam analysiert wurden und wenn jeweils die beiden Wirtelblätter von gleicher Größe und Gestalt waren. Dieser Schluß ergab sich aus der Varianzanalyse über 13 Versuche an einzelnen Wirteln und konnte durch entsprechende Versuche bestätigt werden (von 10—12 Wirteln wurden beide Wirtelblätter in getrennten Gruppen gleichzeitig entnommen; die Phosphataseaktivität beider Gruppen wurde bestimmt). Für jedes Intervall kamen demnach 12—14 Wirtel, welche den obigen Anforderungen entsprachen, gemeinsam zur Analyse. Die Blätter wurden sofort nach der Entnahme unter flüssiger Luft in einer Reibschale mit dem Pistill zerkleinert und im Vakuumexsikkator über Schwefelsäure getrocknet. Von einer abgewogenen Menge dieses Blattpulvers wurde eine Suspension hergestellt und dem Fermentansatz als Enzymlösung (= Phosphataselösung) zugesetzt. Weitere Bestandteile des Fermentreaktionsgemisches waren: β-Na-Glycerophosphat als Substrat, Essigsäure-Na-acetat-Puffer ($p_H = 5{,}4$) und als Adsorbens für die in den *Kalanchoë*-Blättern reichlich enthaltenen Gerbstoffe eine bestimmte Menge schwach chromierten Hautpulvers (Ehrenberg 1954). Die Adsorption der Gerbstoffe an das Hautpulver konnte durch Schütteln des Reaktionsgemisches von 1 min zu Beginn der Exposition im Wasserthermostaten (bei 38^0 C) und einige Male während derselben unterstützt werden (diese Art der Schüttelung hat keinen inaktivierenden Effekt auf die Phosphatasetätigkeit). Zugabe von 7%iger Trichloressigsäure sistierte die Reaktion am Schluß der Exposition und diente gleichzeitig der Eiweißfällung. Im Filtrat des Ansatzes wurde nach der kolorimetrischen Methode von Lohmann und Jendrassik (1926) (Modifikation der Fiske- und Subbarow-Methode) die abgespaltene anorganische Phosphorsäure bestimmt. Die Phosphataseaktivität wurde gemessen an der Menge des abgespaltenen P in γ pro 10 mg Blatttrockensubstanz pro 1 Std Exposition. In den Kurven zeigt die Differenz zwischen a- und b-Wert in den einzelnen Intervallen (angegeben in γ P) die Veränderung der Phosphataseaktivität im jeweiligen Zeitabschnitt. (Näheres über die hier beschriebene Methode s. bei Ehrenberg 1950 und 1954.)

Ergebnisse.

Die Rhythmik der Phosphatasetätigkeit wurde bei 3 verschiedenen Licht-Dunkelwechseln mit einer Gesamtdauer von 24 Std untersucht. Zunächst seien die Ergebnisse bei einem 12:12 stündigen[1] Rhythmus wiedergegeben.

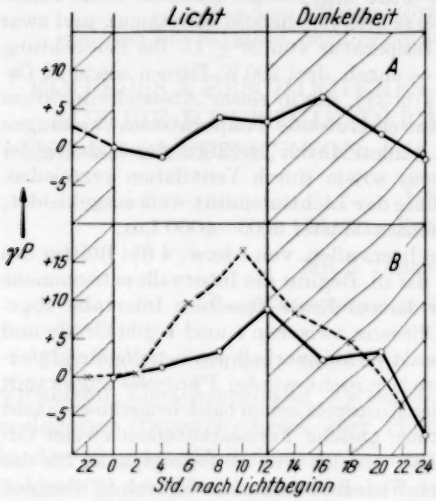


Abb. 1. Phosphataseaktivität im 12:12 Std-Rhythmus. *A* erste Analyse, *B* zweite Analyse („alternierende" Intervalle). Näheres s. im Text.

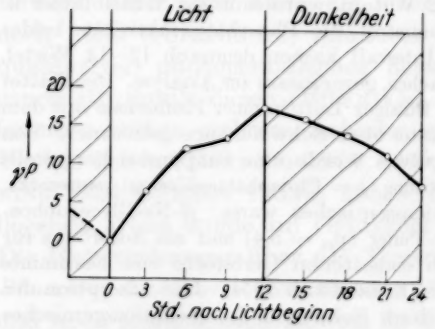


Abb. 2. Mittelwertskurve (6 Analysen) der Phosphataseaktivität im 12:12 Std-Rhythmus.

Bei der ersten Analyse wurde die 24stündige Periode in 6 Intervalle aufgeteilt, d. h. nach jeweils 4 Std wurden die Blätter analysiert Die sich dabei ergebende Kurve (Abb. 1, *A*) zeigt einen Anstieg in der Lichtperiode und einen Abfall in der Dunkelperiode, die Extrempunkte liegen 4 Std hinter dem jeweiligen Beleuchtungswechsel. Um eine möglichst genaue Festlegung der Umschlagspunkte der Phosphataseaktivitätskurve zu erzielen, folgte dieser ersten Analyse eine solche mit 2 Std-Intervallen, die aber wegen des trägen Stoffwechsels von *Kalanchoë* nicht zu dem gewünschten Erfolg führte: Die Differenzen zwischen Anfangs- und Endwert eines Intervalles lagen innerhalb der Fehlergrenze der Bestimmung. Daraufhin wurde die 24 Std-Periode in „alternierende" 4 Std-Intervalle gegliedert, d. h. in 2mal 6 Intervalle, von denen die Intervallbegrenzungspunkte der zweiten Gruppe genau in der Mitte derer der ersten Gruppe lagen, so daß dadurch also indirekt dieselbe Aufteilung wie mit 2 Std-Intervallen erreicht wurde. Hier trat nun eine Verschiebung der Extrempunkte der Kurve gegenüber denen der vorhergehenden und zwar nach links auf (Abb. 1, *B*). Diese Untersuchung des 12:12 Std-Rhythmus unterschied sich bezüglich des Pflan-

[1] Die Dunkelperiode ist wie üblich unterstrichen.

zenmaterials von der ersten einmal durch das geringere Alter der Versuchspflanzen (160 statt 337 Tage) und zum anderen durch die Jahreszeit (Oktober statt Mai). Daher wurde in weiteren Versuchsserien der Einfluß dieser beiden Faktoren auf eine etwaige Verschiebung der Kurve geprüft[1]. Tabelle 1 zeigt jedoch, daß die Kurvenumschlagspunkte unabhängig von Alter und Jahreszeit um einen Mittelwert schwanken, der, wie aus Abb. 2 hervorgeht, für das Minimum der Phosphatase, aktivität bei Lichtbeginn und für das Maximum 12 Std danach liegt[2].

Da im 12:12 Std-Rhythmus also die Extrempunkte der Kurve mit dem Beleuchtungswechsel weitgehend zusammenfallen, gibt dieser Rhythmus keinen eindeutigen Aufschluß über die endogene Natur des Aktivitätswechsels. Diese wird aber deutlich aus den Kurven zweier weiterer Rhythmen mit einerseits größerer, andererseits geringerer Länge der Lichtperiode. In einem 8:16 Std-Rhythmus (Abb. 3) wird das Maximum der Phosphataseaktivität innerhalb der Lichtperiode 5 Std nach Lichtbeginn erreicht, das Minimum folgt 12 Std später, d. h. 17 Std nach Lichtbeginn, etwa in der Mitte der Dunkelperiode. Hier fallen also die Übergänge zwischen Licht und Dunkelheit nicht mit den Extrempunkten der Kurve zusammen. Auch im 18:6 Std-Rhythmus (Mittelwertskurve aus 2 Analysen in Abb. 4) liegt das Maximum der Phosphatasetätigkeit innerhalb der Lichtperiode und zwar wie beim 12:12 Std-Rhythmus 12 Std nach Lichtbeginn. Das Minimum fällt wie bei diesem mit dem Lichtbeginn zusammen.

Tabelle 1.

Lage der Maxima und Minima im 12:12 Std-Rhythmus bei unterschiedlichem Alter der Versuchspflanzen und zu verschiedenen Jahreszeiten.

Alter in Tagen	Stunden nach Lichtbeginn		Versuchsmonat
	Maximum	Minimum	
130	12	3	November
160	12	0	Oktober
160	10	22	Oktober
224	9	0	Mai
337	16	4	Mai
349	12	0	April

Die Kurven der im 18:6 Std-Rhythmus durchgeführten 2 Analysen erreichen ihre Extrempunkte, wie dies nach den Erfahrungen bei der Untersuchung des 12:12 Std-Rhythmus nicht anders zu erwarten war, zu etwas unterschiedlichen Zeiten, und zwar das Maximum 9 bzw 12 Std und das Minimum 0 bzw. 3 Std nach Lichtbeginn. Obwohl die Einzelanalyse eines Rhythmus bereits eine Mittelwertsbestimmung aus 12 bis

[1] In diesen und allen übrigen Rhythmusanalysen erfolgte eine Aufteilung der 24 Std-Periode in 8 Intervalle von je 3 Std.

[2] Für die Mittelwertskurve der Abb. 2 wurden bei denjenigen Kurven mit einer Unterteilung in 4 Std-Intervalle auf eine solche in 3 Std-Intervalle extrapoliert. Sie stellt das Ergebnis aus der Analyse von insgesamt rund 500 Wirteln dar.

14 Individuen darstellt, zeigt der Vergleich mehrerer derartiger Analysen also noch die individuelle Schwankungsbreite von ± 3 Std. Diese Tatsache muß selbstverständlich auch bei der in Abb. 3 dargestellten Kurve, der nur *eine* Bestimmung des angegebenen Licht-Dunkelwechsels zugrunde liegt, berücksichtigt werden. Da aber bereits in den Ergebnissen dieser 3 Rhythmen dieselbe Tendenz sichtbar wird wie bei anderen zur gleichen Zeit im Pflanzenphysiologischen Institut an *Kalanchoë* durchgeführten Rhythmen — wovon unten noch die Rede sein wird —, konnte auf eine Weiterführung dieser sehr langwierigen Untersuchungen verzichtet werden.

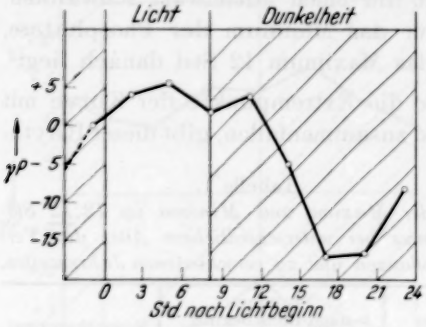


Abb. 3 Phosphataseaktivität im 8:16 Std-Rhythmus.

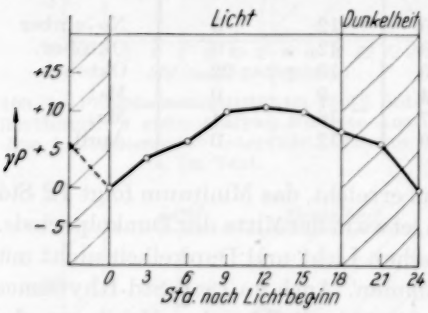


Abb. 4. Phosphataseaktivität im 18 : 6 Std-Rhythmus (Mittelwertskurve aus 2 Analysen).

Besprechung.

Aus der Analyse der 3 Rhythmen ergibt sich also das Vorhandensein einer endogenen Rhythmik der Phosphataseaktivität, von der aus wohl der Schluß auf eine Fermentrhythmik im allgemeinen, jedoch sicher mit gewissen Phasenverschiebungen im einzelnen, erlaubt ist (vgl. das gleichsinnige Verhalten von Amylase- und Phosphataseaktivität bei EHRENBERG 1950). Diese Rhythmik schwingt in einem durchschnittlichen Wechsel von 12:12 Std, welcher durch die Außenrhythmik bezüglich der Lage seiner beiden Phasen determiniert wird. Die Orientierung zur Außenrhythmik ist aber anderer Art, als dieses für die endogene Tagesrhythmik bei anderen Pflanzen bekannt ist: Statt einer gesetzmäßigen Bezogenheit zum Lichtbeginn oder -ende findet sich als einziges einheitliches Verhalten der Rhythmik in den 3 untersuchten Licht-Dunkelwechseln lediglich, daß das Maximum der Phosphatasetätigkeit — im Durchschnitt — vor oder spätestens bei Beginn der Dunkelperiode erreicht wird. Während es bei einem 12:12 Std-Rhythmus 12 Std nach Lichtbeginn, also bei Lichtende liegt, verschiebt es sich bei kürzerer Lichtzeit (= 8 Std) zum Lichtbeginn hin, wohingegen bei einer längeren als 12stündigen Lichtzeit (= 18 Std) eine Veränderung gegenüber der

Lage im 12:12 Std-Rhythmus nicht „nötig" ist, da dann das Maximum sowieso in die Lichtperiode fällt.

Daß dieses Verhalten einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit bei *Kalanchoë Blossfeldiana* entspricht und nicht eine zufällige Erscheinung in den 3 untersuchten Rhythmen darstellt, konnte durch die ausführlichen Untersuchungen der Blütenblattbewegungen dieser Pflanze (Bünsow 1953a) gezeigt werden, und wurde außerdem bestätigt durch die Untersuchungen Beckers (1953) über Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei *Kalanchoë*. Wie bei der Phosphataserhythmik ist bei Cyclen mit 24 Std Gesamtdauer die Orientierung der Innen- zur Außenrhythmik, wie sie in den Blütenbewegungen sichtbar wird, bei kürzeren als 12 Std-Lichtzeiten anderer Art als bei längeren, d. h. in dem Maße, wie sich die Lichtperiode verkürzt, verschieben sich die Phasen der Bewegungsrhythmik, und zwar so, daß das Maximum der Öffnungsweite der Blüten jeweils in die Mitte der Lichtperiode fällt; dagegen wird in allen untersuchten Licht-Dunkelwechseln mit Lichtzeiten oberhalb von 12 Std Länge das Maximum wie im 12:12 Std-Rhythmus etwa 6 Std nach Lichtbeginn erreicht. Gleichartiges Verhalten weisen die Tageskurven des Wuchsstoff- und des Säuregehalts auf. Die 12 Std-Lichtperiode bildet demnach eine Grenze, *unter*halb derer die erwähnten rhythmischen Vorgänge bei *Kalanchoë* bezüglich ihrer Phasenlage durch die *Dauer* der Lichtperiode, *ober*halb derer aber durch den *Beginn* derselben determiniert werden. Nur letzteres entspricht den Verhältnissen bei anderen untersuchten Pflanzen (z. B. Bünning 1944, Flügel 1949, Ehrenberg 1950).

Mehr oder weniger abweichend von diesen rhythmischen Vorgängen verhalten sich die beiden weiteren an *Kalanchoë* untersuchten Rhythmen, der der Guttation (Heimann 1950) und der an der CO_2-Abgabe gemessenen Atmung (Schmitz 1951). Die Rhythmik der Guttation erwies sich als „nicht fest in der Pflanze verankert", d. h. durch die Außenrhythmik weitgehend beeinflußbar, ein endogener Faktor ist nur schwach wirksam. Dagegen wird in den rhythmischen Schwankungen der CO_2-Abgabe das Mitwirken einer endogenen Rhythmik durchaus deutlich, und selbst die 12 Std-Lichtperiode als Grenze zwischen 2 verschiedenen Verhaltensweisen der Rhythmik bezüglich der Determination der Phasenlage durch den Außenrhythmus konnte nachgewiesen werden, merkwürdigerweise aber gerade im umgekehrten Sinne: In Tagesrhythmen mit Lichtzeiten von 12 Std und darunter ist die Dauer der Lichtzeit ohne Einfluß, und alle Rhythmen zeigen zur gleichen Zeit nach Licht*ende* ihre Maxima und Minima; dagegen sind diese bei 24 Std-Cyclen mit längeren als 12stündigen Lichtperioden nur abhängig von der *Dauer* der Lichtzeit und nicht von ihrem Ende. Da aber bei diesen Untersuchungen immer nur die Nachschwingungen in einem dem Licht-Dunkelwechsel folgenden Dauerdunkel gemessen werden konnten und diese Schwingungen, wie nach dem in Abb. 11 der zitierten Arbeit (S. 288) wiedergegebenen Versuch zu vermuten ist, hauptsächlich wenn nicht ausschließlich die Reaktion auf die *letzte* Belichtungszeit darstellen, so dürfte ein direkter Vergleich dieser Ergebnisse in den einzelnen Licht-Dunkelwechseln mit denen der oben erwähnten Rhythmen wohl kaum möglich sein.

Die Sonderstellung, in der sich *Kalanchoë Blossfeldiana* bezüglich der endogenen Rhythmik gegenüber den übrigen hierin untersuchten Pflanzen befindet, scheint diese Pflanze auch in dem die Blütenbildung bestimmenden photoperiodischen Verhalten einzunehmen, indem sie noch bei einer Lichtzeit von nur 1 sec (bei genügend hoher Lichtintensität) aus der vegetativen in die reproduktive Phase überzugehen vermag (HARDER und GÜMMER 1947). Unter der Annahme der Gültigkeit der BÜNNINGschen Theorie wäre es denkbar, daß die Fähigkeit, die endogene Rhythmik je nach der *Länge* der Lichtzeit (bei Lichtzeiten unter 12 Std!) zu verschieben, der Pflanze ermöglicht, noch so kurzfristige Lichtzeiten wie 1 sec zur Blütenbildung auszunützen, weil die Lichtzeit dann immer in die photophile Phase, und zwar nach BÜNSOW in deren günstigsten Bereich fiele, während die untere kritische Tageslänge der Pflanzen, bei denen der Lichtbeginn für die Phasenlage maßgebend ist, von dem durch diesen Lichtbeginn determinierten Zeitpunkt des Kurvenumschlags abhängt. Es bleibt allerdings ein der Deutung schwer zugängliches Problem, wodurch ein derartiger Umschlag in der Orientierung zur Außenrhythmik an der 12 Std-Grenze bewirkt werden könnte.

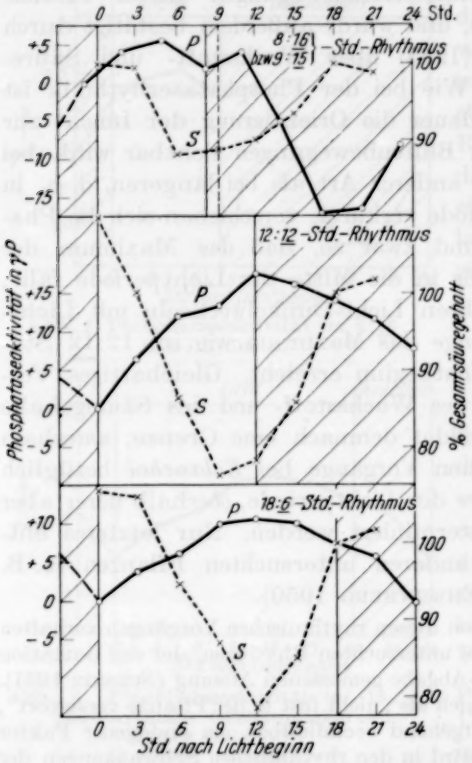


Abb. 5. Gesamtsäuregehalt *S* (nach BECKER 1953, Abb. 4) und Phosphataseaktivität *P* bei *Kalanchoë Blossfeldiana*.

Zum Schluß sei noch auf die erstaunlich genau reziproke Übereinstimmung in den Kurven der Phosphataseaktivität und des von BECKER ermittelten Säuregehalts hingewiesen, wie sie in Abb. 5 wiedergegeben ist. Zu dem Zeitpunkt, da der Säuregehalt sein Minimum erreicht hat, oder anders ausgedrückt: am Beginn des Säureanstiegs, erreicht also die Phosphatase — und nach EHRENBERG (1950) ebenfalls die Amylase — ihre höchste Aktivität. Wieweit dies auch für andere hydrolysierende

Fermente gilt, muß offen bleiben. Die in Abb. 5 aufgeführten Ergebnisse bilden eine Ergänzung zu den von PUCHER und Mitarbeitern (1949) bei Crassulaceen gefundenen Tagesschwankungen der organischen Säuren und der Stärke. Die genannten Autoren finden, daß diese sich genau entgegengesetzt verhalten, und kommen auf Grund molarer Berechnungen zu dem Schluß, daß der Stärke*abfall* in engster Beziehung zum Säure*anstieg* steht, da auf 1 Mol organischer Säuren 1 Mol Glucose (aus Stärke) komme. Daraus folgern sie, daß beide zu einer Kette von Umsetzungen gehören, wie etwa der Tricarbonsäurecyclus. Wesentlich unklarer bleibt, inwieweit Säureschwund und gleichzeitiger Stärke- sowie Phosphatase- und Amylaseaktivitätsanstieg das Umgekehrte davon darstellen.

Zusammenfassung.

Die Rhythmik der Phosphataseaktivität wurde in 3 Cyclen von 24 Std Gesamtlänge untersucht.

1. Im 12:12 Std-Rhythmus fallen die Kurvenumschlagspunkte mit dem Beleuchtungswechsel zusammen: das Minimum der Phosphataseaktivität liegt bei Lichtbeginn, das Maximum bei Dunkelheitsbeginn.

2. Demgegenüber wird im 8:16 Std-Rhythmus die Kurve nach links verschoben, d. h. das Maximum wird bereits 5 Std, das Minimum 17 Std nach Lichtbeginn erreicht.

3. Im 18:6 Std-Rhythmus zeigt die Phosphatasetätigkeit wie im 12:12 Std-Licht-Dunkelwechsel bei Lichtbeginn ihr Minimum und 12 Std danach ihr Maximum.

Eine in allen 3 Rhythmen einheitliche Orientierung der Innenrhythmik zur Außenrhythmik, etwa in Abhängigkeit vom Lichtbeginn, ist nicht vorhanden. Gemeinsam ist ihnen nur die Lage des Maximums in oder höchstens am Ende der Lichtperiode. Bei der einheitlichen Betrachtung der hier vorgelegten Befunde und der anderen an *Kalanchoë Blossfeldiana* untersuchten rhythmischen Erscheinungen ergibt sich, daß bei Rhythmen mit Lichtperioden *unter* 12 Std die *Dauer* derselben, bei solchen mit Lichtzeiten *über* 12 Std ihr *Beginn* die Phasenlage determiniert.

Zwischen Phosphataseaktivität und dem von BECKER ermittelten Säuregehalt besteht eine reziproke Beziehung.

Die Versuche wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der ich auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Literatur.

Becker, T.: Planta (Berl.) **43**, 1 (1953). — Bezler, H., u. E. Bünning: Naturwiss. **37**, 92 (1950). — Bünning, E.: Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 590 (1937); **64**, 85 (1951a). — Biol. Zbl. **64**, 161 (1944). — Z. Naturforsch. **3b**, 457 (1948). — Planta (Berl.) **38**, 521 (1950); **39**, 460 (1951b). — Bünsow, R.: Planta (Berl.) **42**, 220 (1953a). — Z. Bot. **41**, 257 (1953b). — Ehrenberg, M.: Planta (Berl.) **38**, 244 (1950). — Biochem. Z. **325**, 102 (1954). — Flügel, A.: Planta (Berl.) **37**, 337 (1949). — Harder, R.: Symposia Soc. f. Exper. Biol. II, Growth **1948**, 117. — Harder, R., u. G. Gümmer: Planta (Berl.) **35**, 88 (1947). — Heimann, M.: Planta (Berl.) **38**, 157 (1950). — Lohmann, K., u. L. Jendrassik: Biochem. Z. **178**, 419 (1926). — Melchers, G., u. A. Lang: Biol. Zbl. **67**, 105 (1948). — Pucher, G. W., H. B. Vickery, M. G. Abrahams and C. S. Leavenworth: Plant Physiol. **24**, 610 (1949). — Schmitz, J.: Planta (Berl.) **39**, 271 (1951).

Dr. Maria Ehrenberg, Hannover,
Botanisches Institut der Tierärztlichen Hochschule, Misburger Damm.

Planta, Bd. 43, S. 537—565 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE POLYMORPHIE EINHEIMISCHER VEILCHEN *.

Von

GEORG SCHÖFER.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Februar 1954.)

Einleitung.

Seit LINNÉ hat jede Botanikergeneration die Formenfülle der Gattung *Viola* auf ihre Weise zu sichten versucht. Einige Zwischenformen europäischer Veilchen hielten bereits DE CANDOLLE (1824) und REICHENBACH (1830) für Bastarde. Die Bedeutung der Bastardpopulationen innerhalb der Gattung *Viola* wurde jedoch erst von A. KERNER (1874), PETER (1883), MURR (1890—1905) und PÖLL (1906 und 1907) durch den Vergleich mit anderen polymorphen Gattungen erkannt.

BETHKE (1882) fand in Ostpreußen die Übergangsformen zwischen den Arten der Section *Nomimium*[1] hochgradig pollensteril, PETER (1883) konnte das für *Viola* [*hirta* + *odorata*][2] in Bayern bestätigen, und seitdem gilt mangelhafte Ausbildung des Pollens als sicherstes Zeichen der Bastardnatur bei diesen Veilchen. Ungerechtfertigterweise hielt sich dann bis zu BECKER (1902, 1910a und b) die Vorstellung, daß Artbastarde bei *Viola* sexuell nicht fortpflanzungsfähig seien.

Die in Deutschland häufig auftretenden Bastardpopulationen übertreffen oftmals die der Elternarten um ein Vielfaches an Individuenzahl (s. MURR 1902 und 1909). Es ist deshalb kaum denkbar, daß sie allein aus sterilen F_1-Bastarden zusammengesetzt sind. Da auch eine Vermehrung auf vegetativem Wege bei den ausläuferlosen Formen wie *V.* [*silvestris* + *riviniana*] nur eine untergeordnete Rolle spielt (s. WOLF 1935), lag es nahe, mit KUPFFER (1907), der für *Hieracium* und *Potentilla* den Begriff des Apogameten geschaffen hatte, auch bei *Viola*-Bastarden eine apogame Vermehrung zu vermuten. Auf der Suche nach derartigen

* Auszug aus einer Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

[1] Sicher vom griech. nomimos = üblich, gebräuchlich, gebildet. Einzelne Autoren, so noch FOTHERGILL (1944), schreiben *Nominium*, was keinen Sinn gibt.

[2] Wir verwenden das Zeichen +, das CORRENS zeitlebens für × gebraucht hat, um anzudeuten, daß bei den Wildbastarden nicht bekannt ist, ob die Verbindung als a × b oder als b × a entstanden ist oder auf beiden Wegen.

Erscheinungen erhielten jedoch weder SCHNARF (1922) noch MIYAJI (1927) ein positives Ergebnis.

Die Fertilität der F_1-Generation wurde bei der Kreuzung von *Viola*-Arten erstmalig von BRAINERD (1904—1924) an amerikanischen Veilchen nachgewiesen (vgl. dazu RENNER 1929, S. 40, Abb. 19). Mehrere seiner experimentell gewonnenen Bastarde zeigten normale Mendelspaltung, andere dagegen erwiesen sich als hochgradig oder völlig steril (nach dem Bericht von EAST 1913). Durch Interfertilität zeichnen sich nach CLAUSEN (1924 und 1926) auch die Arten der Section *Melanium* aus. Selbst die Nachkommen von Eltern mit verschiedenen Chromosomenzahlen bildeten bei seinen Versuchen durch die Vermehrung der univalenten Chromosomen viele taugliche Gonen (vgl. auch CLAUSEN 1927).

Daß mangelhafte Pollenausbildung zu völliger Sterilität führen müsse, war ein unbegründetes Vorurteil. Schon MURR (1903a) und ERDNER (1907) fanden, daß mehrere von BETHKE als pollensteril beschriebene Wildbastarde reichlich Früchte bilden, und GERSTLAUER (1943) konnte das bestätigen. GERSHOY setzte dann das Maß der Fertilität experimentell gewonnener Bastarde in Beziehung zur systematischen Verwandtschaft und zur Chromosomenzahl der Eltern. Dabei ergab sich, daß die Gruppen der *Caulescentes-Erosulatae*, der *Caulescentes-Rosulantes* und der *Acaules* voneinander durch Sterilitätsschranken getrennt sind, daß jedoch innerhalb dieser Gruppen fertile Nachkommen dann gezeugt werden können, wenn die Chromosomenzahlen der Eltern einander gleich sind.

Nach CLAUSEN (1927) verhält sich dagegen *V.* [*epipsila* × *palustris*] ($12 + 24 = 36$ Chromosomen) wie die Bastarde ungleichzahliger Eltern bei der Section *Melanium*, indem die univalenten Chromosomen der F_1-Pflanzen schon während der ersten Reifeteilung eine Spaltung erleiden. Auf diesem Wege entstehen aus der triploiden F_1-Generation tetraploide fertile Nachkommen. CLAUSEN vermutet weiterhin, daß die gleichen Verhältnisse auch bei dem Bastard *V.* [*silvestris* × *riviniana*] (mit $10 + 20 = 30$ Chromosomen) vorliegen.

Unsere Untersuchungen, die von Frühjahr 1949 bis Herbst 1951 ausgeführt wurden, gingen von wilden Populationen einheimischer Arten und Zwischenformen der Section *Nomimium* aus. Die eingehende Beobachtung geschah an Topfkulturen, für die im Botanischen Institut der Universität München ein Gewächshaus zur Verfügung stand.

Von künstlichen Bastardierungen schreckten zunächst die lange Samenruhe und die unregelmäßige Keimung der behandelten Veilchenarten ab. Von 58 Pflanzen der aufgeführten Arten und Zwischenformen kamen im Herbst 1949 jeweils 10 Samen aus den Früchten der kleistogamen Blüten in Gartenerde zur Aussaat. Die Hälfte der Aussaatschalen verblieben über den Winter im Gewächshaus bei durchschnittlich 12° C, die übrigen wurden im Freiland in den Boden eingesenkt und mit Laub bedeckt.

Im Gewächshaus waren bis Mai 1950 nur 8 Samen von *V. odorata* und *V. hirta* gekeimt; im Freiland betrug die Keimrate mit 114 aufgegangenen Samen etwa 40%. Alle diese Pflanzen brachten ihre ersten chasmogamen Blüten erst im Frühjahr 1951 bei Abschluß der Untersuchungen hervor, so daß an eine künstliche Bastardierung in den Jahren 1950 und 1951 nicht zu denken war.

Da auch auf Filterpapier die Veilchensamen nicht früher als im Freiland zur Keimung gebracht werden konnten, wurden im Sommer 1950 mit je 20 Samen der *V. odorata*, *V. hirta*, *V. silvestris* und *V.* [*silvestris* + *riviniana*] Aussaatversuche auf 1%igem Nährlösungsagar (nach WHITE) begonnen. Dabei wurde bereits nach 3 Wochen eine Keimung von 19, 20, 16 und 13 Samen, das sind durchschnittlich 85% festgestellt, wenn die Samen mit Bromwasser 5 min lang äußerlich sterilisiert und von der Testa ganz oder teilweise befreit worden waren. Auch die Samen aus noch geschlossenen Früchten keimten regelmäßig; es läßt sich so der Verlust von Samen bei den Arten mit Schleuderfrüchten (*Caulescentes*) auf einfache Weise vermeiden.

Für die cytologische Analyse bewährte sich hervorragend die Karmin-Essigsäure-Methode nach HEITZ; sie ermöglichte in kurzer Zeit die Chromosomenzählungen an etwa 500 Pflanzen. Am besten eigneten sich dazu junge Blütenknospen, weil neben Meiosen sich darin stets auch zahlreiche Mitosen zum Vergleich fanden.

Die Erkennung der Veilchenbastarde.

Zunächst wird jedermann versuchen, die Bastarde von den reinen Arten nach den Merkmalen der äußeren Morphologie zu unterscheiden. GERSTLAUER gelang es mit diesem Verfahren mehrere Formenkreise der einheimischen Veilchen treffend zu charakterisieren. Gewisse Schwierigkeiten bereitet der Umstand, daß der Anteil der standortbedingten Variabilität bei der Bildung von Formengemischen nicht bekannt ist. Zur Klärung dieser Frage wurden Klone der meisten einheimischen Arten auf 3 verschiedenen Böden und bei verschiedener Wasserzufuhr gezogen. Zur Verwendung kamen: 1. Torf mit Lauberde (je 50%), 2. Lauberde allein, 3. Lauberde mit Sand (je 50%). Durch tägliche Befeuchtung wurden die Bedingungen recht feuchter Standorte hergestellt; die Normalkulturen wurden jeden 2. Tag, die Trockenkulturen 2mal in der Woche gegossen.

Dabei stellte sich heraus, daß bei den meisten Arten durch die gewählte Abänderung der Lebensbedingungen sich nur geringfügige Abwandlungen in den Merkmalen der Blätter, der Stipeln, der Blüten hervorrufen ließen, wie das schon BERGDOLT (1932) beobachtet hat. *Viola hirta* dagegen war in der Laubgestalt auffällig modifizierbar, wie Abb. 2 zeigt. Extrem variierte die Wasserversorgung, besonders nach der trockneren Seite, in unseren Versuchen freilich nicht. Eine *Viola „pumila"*, die auf einer Trockenwiese schmale Blätter besessen hatte, veränderte die Blattgestalt bis zu der für *V. montana* kennzeichnenden Breite (Abb. 5). Aber das ist wohl ein Ausnahmefall. Beträchtliche Abweichungen vom Habitus der reinen Arten innerhalb einer Population müssen also den Verdacht auf Bastardnatur wachrufen.

Im Verein mit morphologischer Betrachtung erlaubte die von BETHKE zuerst gehandhabte Methode der Pollenuntersuchung recht sichere Urteile. Übergangsformen zwischen den Arten erwiesen sich meist als hochgradig pollensteril, und dem entsprachen die cytologischen Befunde.

Bei den reinen Arten verläuft die Meiose in den Pollenmutterzellen — Samenanlagen wurden nicht untersucht — während der guten Jahreszeit ohne Störung: die 20 oder 40 Chromosomen des diploiden Satzes paaren sich regelmäßig zu 10 bzw. 20 Bivalenten; die gefundenen Chromosomenzahlen entsprechen durchaus den aus der Literatur (vgl. die Übersicht bei TISCHLER 1950, S. 73f.) bekannten. Im Herbst allerdings wurde bei *V. silvestris* mangelhafte Paarung, Auftreten von Univalenten und im Zusammenhang damit die Bildung von mehr als 4 Gonen beobachtet (Abb. 8c).

Bei den als Bastarde angesprochenen Individuen der wilden Populationen war die Meiose mehr oder weniger unregelmäßig durch Auftreten von Univalenten, und die somatischen Chromosomenzahlen waren nicht selten über die Zahlen der reinen Arten hinaus aneuploid vermehrt. Wie schon eine Erfahrung von CLAUSEN (1931b, S. 73ff.) beweist, kann in solchen Fällen die Chromosomenzahl nur in den Mitosen somatischer Zellen sicher bestimmt werden, weil in den Meiosen die Univalenten, besonders wenn sie sich in Metaphase I spalten, von den Bivalenten schwer zu unterscheiden sind. Überzählige, als B-Chromosomen anzusprechende Elemente haben wir nirgends erkennen können.

Nach FOTHERGILL (1944, S. 24) lassen sich die Chromosomen unserer Veilchen in 3 Größenklassen einordnen, mit Längen zwischen 9 und 3 μ. Wenn B > C > D, besitzt der haploide Satz von *Viola odorata* 9 C und ein langes B, der von *V. hirta* 9 C und 1 kleines D, die von *V. riviniana* und *V. canina* 19 C und 1 D. Es wird sich lohnen, die Paarungsverhältnisse in den Bastarden unter Berücksichtigung dieser Daten zu prüfen.

A. Die Arten.

I. Acaules-Flagellatae.

1. *Viola odorata* L. Das „echte" Veilchen kommt auf der oberbayerischen Hochebene weit entfernt von menschlichen Siedlungen vor, und die Frage, ob es ursprünglich im Gebiet nur Gartenflüchtling war oder nicht, braucht uns nicht zu beschäftigen. Die Chromosomenzahl ist seit langem als n = 10 bekannt, und wir haben bei vielen Individuen verschiedener Formen dieselbe Zahl sowie durchaus regelmäßige Meiose gefunden.

a) *Viola odorata* L. *typica*. 20 Pflanzen (von den S. 547 genannten Standorten) wurden über 2 Jahre unter wechselnden Bedingungen (s. oben) beobachtet. Da die Ausläuferbildung die Herstellung von Klonen leicht macht, wurden jeweils vegetative Abkömmlinge einer

Pflanze verglichen. Die Blattform konnte durch abgewandelte Außenbedingungen nicht beeinflußt werden. Dagegen kam der Übergang von den kleinen Frühjahrsblättern zu großen Sommerblättern in den Trockenkulturen auf Sandboden kaum zustande. Wie BERGDOLT (1932) ermittelt hat, werden in Feuchtkultur die Fransen der Stipeln verlängert.

b) *V. odorata* L. var. *alba* auct. non BESS. Die weißblütige Form der *V. odorata* ist in der Umgebung von München häufig. Sie wurde vielfach mit *V. alba* BESS. verwechselt; alle Merkmale der Vegetationsorgane weisen jedoch auf ihre Zugehörigkeit zu *V. odorata* hin. 20 Individuen zeigten in der Kultur das gleiche geringe Maß von Variabilität wie der Typus und auch das cytologische Verhalten ist dasselbe. Es besteht daher kein Grund zu der Annahme, daß die weißblütige Form, statt durch Verlustmutation, durch Kreuzung mit der Art *V. alba* BESS. entstanden sei. 20 aus Samen aufgezogene Pflanzen waren weißblütig.

c) *V. odorata* L. var. *subcarnea* (JORD. pro sp.) PARL. Pflanzen mit fleischroten Blumenkronen treten an allen Überschneidungsstellen der Standorte von blaublütiger und weißblütiger *V. odorata* auf. Solche Pflanzen aus Rasenflächen des Botanischen Gartens wurden eingetopft, und von 12 aus Samen gewonnenen Tochterpflanzen hatten 4 rote Blüten wie die Mutter, 3 rot-weiß-gestreifte, 3 blauviolette und 2 weiße. Das deutet am ehesten auf dihybride Beschaffenheit. Das Material ist so spärlich, weil damals ein Mittel zur Erhöhung der Keimfähigkeit noch nicht bekannt war. Die Meiose zeigte immer 10 Bivalente. Wenn am Standort nur rotblühende Pflanzen neben blauen zu finden waren, beruht das wohl auf Ausläufervermehrung vielleicht einer einzigen Bastardpflanze.

d) *V. odorata* L. var. *sulfurea* (CARIOT pro sp.) ROUY et FOUC. Diese Form steht im Münchner Botanischen Garten in Kultur und tritt hier verwildert in Hecken auf. Sie verhält sich, von der innerhalb der einheimischen Angehörigen der Section *Nomimium* absonderlichen Blütenfarbe abgesehen, wie die übrigen Formen.

2. *Viola alba* BESS. Die Art ist in Bayern auf wenige kleine Areale beschränkt, und sie kommt nur in der var. *virescens* (JORD. pro sp.) GREMLI vor, mit grünlich-gelblichem Sporn und geringem Anthocyangehalt in den Vegetationsorganen. Sie wurde in einem wenige Quadratkilometer umfassenden Gebiet gesammelt, wo sie ausschließlich den Fichten-Mischwald, nicht den angrenzenden Buchenwald besiedelt. Am Waldrand außerhalb der Fichtenbestände kommen äußerlich als *V. alba* erscheinende Exemplare in großer Zahl vor, die aber nach ihrem cytologischen Verhalten zu den durch Bastardierung entstandenen Zwischenformen zu stellen sind (vgl. unten). Als echte *V. alba* wurden nur solche Individuen betrachtet, die $2n = 20$ Chromosomen und ungestörte Meiose erkennen ließen. (Bei TISCHLER 1950 fehlt *V. alba* noch.) Diese

Pflanzen erwiesen sich als ebensowenig modifikabel wie *V. odorata*. In den Populationen auftretende Abänderungen der Blatt- und Stipelform mußten deswegen als genetisch bedingt angesehen werden.

3. *Viola sepincola* JORD. s. l. Der vielfach umstrittene Formenkreis wird durch kurze dicke Ausläufer sowie durch besonders große Sommerblätter, die eine Höhe von 40 cm erreichen, gekennzeichnet. Zur Verfügung standen 3 Subspecies, *V. cyanea* CEL. aus dem Botanischen Garten München, *V. austriaca* A. et J. KERNER var. *weiherburgensis* BECK. aus Innsbruck, und *E. adriatica* FREYN aus den Apuanischen

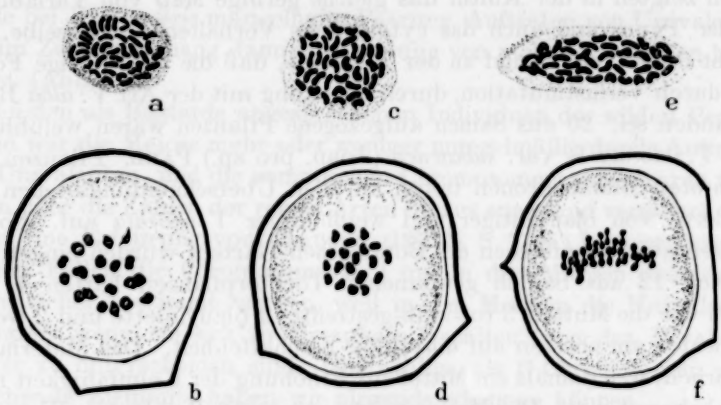


Abb. 1a—f. *V. sepincola*. a und b *Subsp. cyanea*. c und d *Subsp. adriatica*. e und f *Subsp. austriaca var. weiherburgensis*. Alle mit 40 Chromosomen in den somatischen Mitosen, mit 20 Bivalenten in der Meiose der PMZ.

Alpen. CLAUSEN (1929, S. 750, 760) gibt von einer *V. sepincola* ungenannter Herkunft an, sie sei wahrscheinlich tetraploid. Unsere Materialien besaßen alle $2n = 40$ bei normaler Bivalentbildung (Abb. 1).

Für die Meiosen in den PMZ der Veilchen ist charakteristisch, daß von den Endbindungen der Gemini (Abb. 1b) die eine vorzeitig gelöst wird und in der frühen Anaphase hantelförmige Bivalente auftreten.

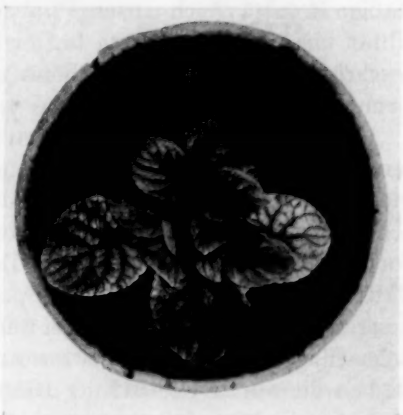
Bei TISCHLER ist *V. Baudarti*, die zu dem Kreis von *V. sepincola* gehört, als Art unbekannter Chromosomenzahl aufgeführt. In ROUY et FOUCAUD (S. 32) tritt *V. sepincola* als Synonym von *V. permixta* JORD. unter den „hybrides ou hybrides fixés" auf; als mutmaßliche Eltern gelten *V. hirta* und *V. odorata*.

II. Acaules-Eflagellatae.

4. *Viola hirta* L. Das rauhhaarige Veilchen ist die häufigste Art Deutschlands und zugleich die Species, die durch ihre hohe Variabilität den Systematikern viel zu schaffen macht. Diese Variabilität ist großenteils modifikatorischer Art, wie BECKER (1910a) betont. Außer den Charakteren der Blätter und der Stipeln soll auch die Farbe des Sporns

und der Petalen je nach dem Standort veränderlich sein. In unseren Gewächshauskulturen wurde die Blütenfarbe etwas tiefer, aber sie wurde nicht eigentlich qualitativ verändert. Auch einige Exemplare der sponanen var. *rosea* BECK. änderten die Farbe unter der verschiedenen Ernährungsweise nicht. Außerordentlich stark sprach die Blattform auf die Kulturbedingungen an, wie Abbildung 2 veranschaulicht. $2n = 20$, 10 Bivalente.

a



b

Abb. 2 a u. b. *V. hirta*. a Gestalt der Schattenform bei gewöhnlicher Kultur; die langgestielten Sommerblätter des Vorjahrs werden im Frühjahr von kleineren Blättern verdrängt. b Vegetativer Abkömmling einer typischen Pflanze nach 2jähriger Trockenkultur; die Blattspreiten sind rundlich, die Stiele viel kürzer geworden.

5. *Viola collina* BESS. Nur die Behaarung der Blätter und Stipeln änderte etwas ab. Sie war bei Normal- und Feuchtkultur abstehend, wie für die Art als charakteristisch gilt, im Trocknen spärlicher und anliegend. Meiose normal mit $n = 10$ (wie bei TISCHLER). Zwischenformen gegen andere Arten wurden nicht gesammelt.

6. *Viola pyrenaica* RAMOND. Bei Kultur nicht verändert. $2n = 20$, 10 Bivalente (s. auch GERSHOY 1934).

III. Mirabiles.

7. *Viola mirabilis* L. Die Art ist sehr wenig veränderlich. $2n = 20$, 10 Bivalente. Bemerkenswert ist eine weißblütige Sippe, die die Echinger Lohe besiedelt. In der Kultur bildeten Pflanzen dieser Herkunft stets hellblaue Frühlingsblüten, erst die Folgeblüten zeigten während des Übergangs zur kleistogamen Periode einen auffälligen Verlust des Farbstoffs, der jedoch auch bei Pflanzen anderer Standorte anzutreffen ist. Wieweit die Weißblütigkeit am Standort von besonderen Ernährungsbedingungen abhängt, läßt sich vorläufig nicht entscheiden.

IV. Caulescentes-Rosulantes.

8. *Viola silvestris* LAM. em. REICHB. Über die viel erörterten Beziehungen der Art zum Kreis der *V. canina* soll hier nicht gesprochen werden. Für typische *V. silvestris* sind kennzeichnend die Diploidzahl 20 und ungestörte Meiose. In Oberbayern zeigt die Art geringe Veränderlichkeit. Außer der f. *leucantha* BECK. konnten alle von BECKER (1910b) beschriebenen Farbvarietäten gefunden werden. Im Kulturversuch waren nur die Behaarung von Stengel und Blatt sowie die Sporngestalt in einem gewissen Spielraum modifizierbar. Damit stimmt eine Beobachtung im Freien überein: im trocknen Frühjahr 1949 wurden im Nymphenburger Park zahlreiche behaarte Pflanzen mit $2n = 20$ gefunden, die der f. *villosa* BECK. entsprachen. Im niederschlagsreichen folgenden Jahr fanden sich am selben Standort nur noch Pflanzen mit der spärlichen Behaarung der f. *typica*. Die behaarten Pflanzen des Vorjahres verhielten sich bei Feuchtkultur im Gewächshaus nicht anders.

9. *Viola riviniana* REICHB. Die typische *V. riviniana*, von *silvestris* durch höheren Wuchs, größere, aufgeblüht fast quadratische Blumenkronen, seitlich zusammengedrückten weißen Sporn unterschieden, hat, wie seit langem bekannt, $2n = 40$ Chromosomen und regelmäßige Meiose. Auch unsere Pflanzen bildeten 20 Bivalente. Die Variabilität unserer *V. riviniana* in der Kultur war wieder sehr gering und beschränkte sich auf Wuchshöhe und Behaarung. — Über Zwischenformen der beiden Waldveilchen vgl. unten.

10. *Viola rupestris* SCHMIDT (*V. arenaria* DC.). Im Gegensatz zu den beiden Waldveilchen ist das Sandveilchen ein Bewohner der Trockenwiesen und findet sich z. B. auf dem Rest der Garchinger Heide bei Schleißheim. Es kommt im Verbreitungsgebiet in der gewöhnlichen Form (f. *albiflora* SCHULTZ) vor. Der Sporn ist auch bei weißer Krone blau; Individuen mit weißem Sporn erwiesen sich als Bastarde. In unseren Kulturen ließ sich die bei unseren Sippen an und für sich schwache Behaarung durch starke Bewässerung ganz unterdrücken; unverändert blieben die runde Gestalt der Blätter und die Eiform der Stipeln.

V. Caulescentes-Erosulatae.

11. *Viola canina*. Ein Veilchen, das nach der Beschreibung bei GAMS 1926 und bei GERSTLAUER 1943 zu *V. canina* L. var. *typica* gehören dürfte, fand ich bei Kropfmühle im Bayrischen Wald. Fünf Individuen wurden kultiviert, sie erwiesen sich als vollkommen pollenfertil und besaßen 40 somatische Chromosomen; die Meiose war ganz regelmäßig (Abb. 3a und b). Dasselbe cytologische Verhalten stellte BRUUN (1932) bei einer Population der *V. canina* in der Nähe von Uppsala fest, und FOTHERGILL fand es ohne Ausnahme bei Pflanzen von zahlreichen Standorten in England.

Clausen (1931 b) hatte bei verschiedenen dänischen Rassen von *V. canina* Chromosomenzahlen bis $2n = 47$ und große Unregelmäßigkeiten der Pollenbildung gefunden; die Fertilität war um so besser, je regelmäßiger die Meiose. Daß der Besitz von 20 Bivalenten plus einer wechselnden Zahl von Univalenten oder Fragmenten zu den Charakteristica der Art gehört, wie er meinte, ist unwahrscheinlich geworden.

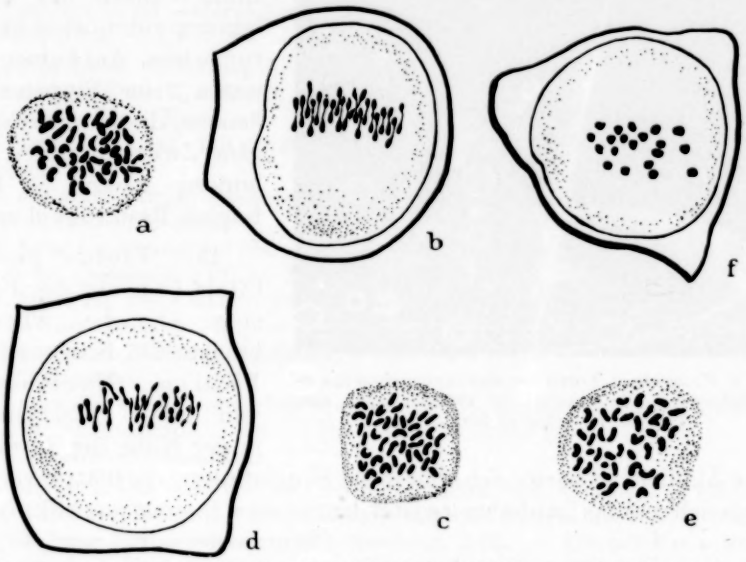


Abb. 3a—f. a und b *V. canina* aus dem Bayrischen Wald. c und d *V. montana* von anmoorigen oberbayerischen Wiesen. e und f *V. pumila* von Plattling. Alle Formen haben $2n = 40$ in den Mitosen der Blütenknospen und bilden 20 Paare in der Meiose der PMZ.

Eher dürfte er Bastardpopulationen vor sich gehabt haben, wie Fothergill vermutet. — Über eine „*canina*" mit 30 Chromosomen s. unten.

12. *Viola montana* L. s. l. Was an *canina*-ähnlichen Veilchen auf anmoorigen Wiesen und an Waldsäumen der Oberbayerischen Schotterebene vorkommt, wollen wir als *V. montana* L. s. l. bezeichnen (Abb. 4). Eine verläßliche Unterscheidung der *V. Schultzii* Bill., die z. B. von Vollmann und von Gerstlauer als Art anerkannt wird, ist uns bis jetzt nicht geglückt, und hier vor allem hätten weitere Studien über die Polymorphie der bayerischen Veilchen anzusetzen. Die Populationen erscheinen recht heterogen, und unter den 37 Pflanzen, die kultiviert und cytologisch untersucht wurden, befanden sich solche, deren Blüten zwischen blau und weiß variierten. Auch die Spornform konnte an einem und demselben Individuum veränderlich sein. Sonst hatte die Kulturweise geringen Einfluß auf die Merkmalsprägung, wie schon Bergdolt bei *V. Schultzii* Bill. fand.

Abb. 4. *V. montana*, Form der oberbayerischen Moorpopulationen. Die abgebildete Pflanze stellt den Typ der *V. Schultzii* BILL. vor.

Alle 37 geprüften Individuen hatten $2n = 40$ Chromosomen (Abb. 3c), regelmäßige Meiose (Abb. 3d) und vollkommen tauglichen Pollen. Woher die geringe Einheitlichkeit der Populationen rührt, ist nicht auszumachen. Auf keinen Fall waren „reine" Sippen zu erkennen, die durch hybridogene Zwischenformen verbunden wären. — Über fraglose Bastarde vgl. unten.

13. *Viola pumila* CHAIX (?). Vier der *V. pumila* ähnliche Pflanzen brachte Dr. KANDLER aus Plattling (Niederbayern) von einer Trockenwiese in der Nähe der Isarauen. Diese Ähnlichkeit verlor sich aber in der Feuchtkultur; die Blätter verbreiterten sich und das Laub ähnelte jetzt dem unserer *V. montana* (Abb. 5). Die Chromosomenzahl war 40, die Meiose regelmäßig (Abb. 3e und f). — *V. pumila* wird von BECKER (1916) als xerophil bezeichnet. Es ist wohl zu prüfen, wieviel von ihren Charakteren auf Rechnung des trocknen Standorts geht.

Abb. 5. *V. pumila* von Plattling nach ½-jähriger Kultur auf Torfboden und bei starker Befeuchtung.

14. *Viola stagnina* KIT. Die Art soll früher bei München vorgekommen sein, ist aber seit längerer Zeit nicht mehr gefunden. Nach den Angaben verschiedener Autoren (vgl. TISCHLER) hat sie $2n = 20$ Chromosomen. Damit wäre sie von allen anderen Arten des Kreises, die sämtlich tetraploid sind, sicher zu trennen.

B. Die Materialien der Versuche.

Die untersuchten, größtenteils kultivierten Pflanzen und ihre Fundorte sind die folgenden:

I. Acaules-Flagellatae.

V. odorata L. Typus: Botanischer Garten München, 4 Pfl.; Schleißheim, Schloßpark, 5 Pfl.; Maising bei Starnberg, 4 Pfl.; Echinger Lohe bei München, 7 Pfl. — Alle mit $2n = 20$.

V. odorata L. var. alba auct. non Bess.: Englischer Garten München, 8 Pfl.; Botanischer Garten München, 10 Pfl.; Schleißheim, Schloßpark, 2 Pfl. — Alle mit $2n = 20$.

V. odorata L. var. subcarnea (Jord. pr. sp.) Rouy et Fouc.: Botanischer Garten München, 3 Pfl. — $2n = 20$.

V. odorata L. var. sulfurea (Cariot pr. sp.) Rouy et Fouc.: Botanischer Garten München, 5 Pfl. — $2n = 20$.

V. alba Bess.: Oberalting Kr. Starnberg, 11 Pfl. — $2n = 20$.

Formenkreis der V. sepincola Ford. — Alle mit $2n = 40$.

V. cyanea Cel.: Botanischer Garten München, 8 Pfl.

V. austriaca A. et J. Kerner ssp. weiherburgensis W. Beck.: Hötting bei Innsbruck, 6 Pfl.

V. adriatica Freyn: Apuanische Alpen bei Carrara, 5 Pfl.

II. Acaules-Eflagellatae.

V. hirta L.: Maising bei Starnberg, 7 Pfl.; Echinger Lohe bei München, 4 Pfl.; Seefeld Kr. Starnberg, 5 Pfl. — Alle mit $2n = 20$.

V. hirta var. rosea Beck.: Schleißheim 5 Pfl.

V. collina Bess.: Maising bei Starnberg, 14 Pfl. — $2n = 20$.

V. pyrenaica Ramond: Innsbruck, 8 Pfl. — $2n = 20$.

III. Mirabiles.

V. mirabilis L.: Bogenberg bei Straubing, 4 Pfl.; Echinger Lohe bei München, 6 Pfl.; Bozen (Südtirol), 2. Pfl. — $2n$ nach Tischler: 20.

IV. Caulescentes-Rosulantes.

V. silvestris Lam. em. Reichb.: Nymphenburger Park München, 11 Pfl.; Perlacher Forst bei München, 8 Pfl.; Echinger Lohe bei München, 4 Pfl.; Oberalting Kr. Starnberg, 3 Pfl.; Bogenberg bei Straubing, 2 Pfl. — Alle mit $2n = 20$.

V. riviniana Reichb.: Steinach bei Straubing, 5 Pfl.; Nymphenburger Park München, 3 Pfl.; Forstenrieder Park bei München, 1 Pfl. — Alle mit $2n = 40$.

V. rupestris Schmidt: Hirschgarten München, 8 Pfl.; Garchinger Heide bei München, 9 Pfl. — Alle mit $2n = 20$.

V. Caulescentes-Erosulatae.

V. montana L. s. l.: Gröbenzell bei München, 17 Pfl.; Diemendorf Kr. Starnberg, 14 Pfl.; Deininger Moos bei München, 6 Pfl. — Alle mit $2n = 40$.

V. pumila Chaix: Plattling (Niederbayern), 4 Pfl. — $2n = 40$.

V. canina L.: Kropfmühle im Bayer. Wald, 5 Pfl. — $2n = 40$.

VI. Bastarde der Acaules.

V. [alba + hirta]: Oberalting Kr. Starnberg, 45 Pfl.

V. [hirta + odorata]: Echinger Lohe bei München, 32 Pfl.; Schleißheim, Schloßpark, 8 Pfl.; Seefeld Kr. Starnberg, 21 Pfl.

VII. Bastarde der Caulescentes-Rosulantes.

V. [silvestris + riviniana]: Nymphenburger Park München, 39 Pfl.; Perlacher Forst bei München, 13 Pfl.; Steinach bei Straubing, 13 Pfl.

V. [rupestris + silvestris] bzw. [rupestris + riviniana]: Hirschgarten München, 48 Pfl.; Nymphenburger Park München, 24 Pfl.

VIII. Bastarde der Rosulantes mit den Erosulatae.

V. [riviniana + montana]: Nymphenburger Park München, 8 Pfl.; Perlacher Forst bei München, 2 Pfl.

V. [rupestris + montana]: Erding bei München, 2 Pfl.

C. Die Bastarde.

I. Bastarde der Acaules.

1. V. alba BESS. × V. hirta L. oder reziprok.

Zur Untersuchung der Verhältnisse bei Artkreuzung mit gleicher Chromosomenzahl lieferten die natürlichen Übergangsformen zwischen *V. alba* und *V. hirta* aus der Umgebung der Dörfer Oberalting und Unnering im Kreis Weilheim (Oberbayern) reiches Material. An den Waldrändern kommt dort *V. alba* an vielen Stellen mit der auf den anliegenden Wiesen häufigen *V. hirta* in Berührung. Hier bilden intermediäre Formen dichte Bestände, deren Individuenzahl die der *V. alba* selbst übertrifft. Ihre Formenmannigfaltigkeit erweckt den Anschein freier Kombination der augenfälligsten Merkmale bei hoher Fertilität.

Die Blütenfarbe variierte von weiß (wie bei *V. alba*) über weiß mit violetten Adern, gescheckt, rosa bis zu blauviolett (wie bei *V. hirta*); die Farbe des Sporns von gelblichweiß (wie bei *alba*) über weiß, wasserfarbig zu violett (wie bei *hirta*); die Ausläufer waren nicht lang und dünn wie bei *V. alba*, sondern kurz und dick, oder sie fehlten ganz wie bei *hirta*; die Blattform war wie bei *alba*, oder die der *hirta*, oder intermediär; die Stipeln behaart oder nicht, lanzettlich oder breit lanzettlich. Alles in allem war die Zahl der Kombinationstypen größer als wie GERSTLAUER sie beschreibt.

Die beobachteten somatischen Chromosomenzahlen (vgl. Abb. 6) waren folgende: 20 (9 Pfl.), 22 (16 Pfl.), 24 (12 Pfl.), 25 (2 Pfl.), 26 (5 Pfl.), 28 (1 Pfl.), zusammen 45 Pflanzen. Auffallend ist unter sonst geraden Zahlen die Seltenheit der Zahl 25, die durch Zählung in jeweils mehreren Äquatorialplatten gesichert ist. Bemerkenswert ist auch, daß die Zahlen 22 und 24 häufiger vorkommen als die Normalzahl 20.

Schon bei der normalen Zahl in den somatischen Zellen erschien die Meiose (Abb. 6) oft dadurch gestört, daß 2 oder 4 Chromosomen ungepaart blieben. Diese Univalenten können ohne Spaltung unregelmäßig verteilt werden; dann findet man nach Abschluß der homöotypischen Teilung in einer PMZ nicht mehr als 40 Einheiten, aber in dem einen Gonenpaar mehr, in dem anderen weniger als 20. Die Univalenten können sich aber auch in Metaphase I spalten. Abb. 6h zeigt 11 in Teilung befindliche Elemente, also 9 Bivalente und 2 sich spaltende Univalente.

Dieselben Unregelmäßigkeiten der Meiose kommen auch bei höheren Chromosomenzahlen vor. Von einer Pflanze mit $2n = 24$ zeigt Abb. 6q eine Anaphase I mit 2 Gruppen von je 11 Bivalentabkömmlingen, die sich schon auf die homöotypische Spaltung vorbereiten, und 2 im Äquator zurückgebliebene, ungespaltene Univalente, zusammen 24 Chromosomen. Abb. 6l stammt von einer Pflanze mit $2n = 26$; im ganzen sind 28 Ein-

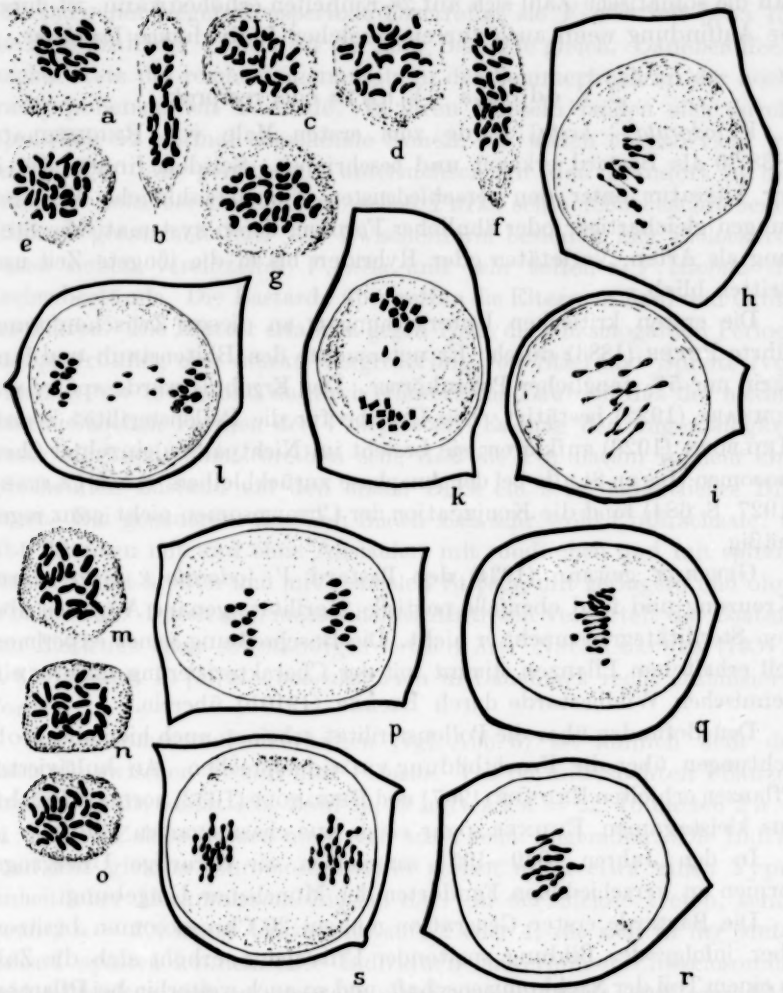


Abb. 6a—s. Die Kernteilungsverhältnisse bei *V. alba*, *V.* [*alba* + *hirta*] und *V.* [*odorata* + *hirta*]. a *V. alba*; Mitose aus einer Blütenknospe, $2n = 20$. b—g: Mitosen von *V.* [*alba* + *hirta*]; b 20 Chromosomen; c 22 Chromosomen; d 24 Chromosomen; e 25 Chromosomen; f 26 Chromosomen; g 28 Chromosomen; h V. [*alba* + *hirta*]; Meiose in der PMZ einer Pflanze mit 20 somatischen Chromosomen; 11 Einheiten in Teilung, 9 Bivalente und 2 spaltende Univalente. i *V. alba*; PMZ einer typischen Pflanze, 10 Bivalente. k PMZ der Pflanze von Fig. d; in der Anaphase sind je 11 Chromosomen zu den Polen gewandert; 2 Univalente blieben ungespalten zurück; in den anaphasischen Chromosomen ist bereits der Äquationsspalt vorgebildet. l Anaphase I aus einer Pflanze von V. [*alba* + *hirta*] mit 26 Chromosomen; einige Einheiten bleiben zurück; Univalentenspaltung hat die Chromosomenzahl auf 28 erhöht. m—s: *V.* [*hirta* + *odorata*]; m Mitose aus einer Blütenknospe, Metaphase mit 20 Chromosomen; n 22 Chromosomen; o 24 Chromosomen; p Anaphase I aus einer Bastardpflanze mit 20 somatischen Chromosomen; durch Spaltung zweier Univalenten ist die Chromosomenzahl auf 22 angestiegen; q PMZ einer Pflanze mit 24 Chromosomen, 11 Paare und 2 Univalente; r wie vorher, 12 Bivalente; s wie vorher, homöotypische Teilung, links 11, rechts 13 Chromosomen in Teilung.

heiten zu zählen, es müssen sich also 2 Univalente gespalten haben; daß die somatische Zahl sich auf 28 Einheiten erhöhen kann, ist durch die Auffindung wenn auch nur eines solchen Individuums bestätigt.

2. V. odorata × V. hirta oder reziprok.

V. [*odorata* + *hirta*] wurde zum ersten Male von REICHENBACH 1838/39 als Bastard erkannt und beschrieben. Seitdem finden sich in der Literatur unter den verschiedensten Namen zahlreiche Beschreibungen gleichartiger oder ähnlicher Formen, deren systematische Stellung als Arten, Varietäten oder Hybriden bis in die jüngste Zeit umstritten blieb.

Die ersten kritischen Untersuchungen an diesen Zwischenformen führte PETER (1883) durch. Er untersuchte den Blütenstaub und fand darin nur 5% tauglicher Pollenkörner. Das Ergebnis wurde später von SCHNARF (1922) bestätigt. Die Ursache für die Pollensterilität konnte HEILBORN (1926) aufklären; sie besteht im Nichtpaaren einzelner Chromosomen (bis zu 8), die bei der Anaphase zurückbleiben. Auch CLAUSEN (1927, S. 684) fand die Konjugation der Chromosomen nicht ganz regelmäßig.

GERSHOY gewann (1934) den Bastard *V.* [*odorata* × *hirta*] durch Kreuzung und fand ebenfalls partielle Sterilität; genaue Angaben über den Sterilitätsgrad macht er nicht. Die Beschreibung seiner experimentell erhaltenen Pflanzen stimmt mit der Charakterisierung unserer einheimischen Wildbastarde durch BECKER (1910b) überein.

Den Befunden über die Pollensterilität scheinen auch hier alle Beobachtungen über die Fruchtbildung zu widersprechen. An kultivierten Pflanzen erhielten ERDNER (1907) und BERGDOLT (1932) normale Früchte aus kleistogamen, ERDNER sogar einige aus chasmogamen Blüten.

In den Jahren 1949—1951 sammelten wir derartige Übergangsformen an verschiedenen Fundorten der Münchener Umgebung.

Die Bastarde erster Generation müssen 20 Chromosomen besitzen, aber infolge der Bildung spaltender Univalente erhöht sich die Zahl in einem Teil der Nachkommenschaft, und so auch weiterhin bei Pflanzen, die schon mehr als $2n = 20$ Chromosomen haben; in unserer Population stieg die Zahl bis auf 24, aber nicht weiter. Daß die Zählung immer in Mitosen vorgenommen wurde, sei betont.

Der Pollen war bei allen chromosomalen Typen zu durchschnittlich 82% (80—88%) steril. Nur bei 3 Pflanzen, die alle $2n = 22$ besaßen, war die Hälfte der Pollenkörner gut.

Trotz ihrer Pollensterilität ließ die Individuenzahl der Bastarde am Standort auf eine gegenüber *V. alba* erhöhte Vermehrungsfähigkeit schließen; im allgemeinen wurde diese bereits dadurch erreicht, daß die Zwischenformen eine größere Anzahl von kleistogamen Blüten hervor-

brachten als *V. alba*. Mit durchschnittlich 20 kleistogamen Blüten während einer Vegetationsperiode übertreffen sie *V. alba* mit etwa 15; die Blütenzahl der *V. hirta* ist der ihrer Bastarde gleich. Daneben überraschte stets der reiche Samenansatz in den Sommerfrüchten der hochgradig pollensterilen Bastarde. In ihren Kapseln fanden sich durchschnittlich 12 normal aussehende Samen, das waren ebenso viele wie bei *V. alba*. Am genauesten untersuchten wir den Standort in der Echinger Lohe bei Freising, wo schon PETER seine 1883 beschriebenen Pflanzen gesammelt hat. Die Zwischenform besiedelt hier in lockeren Rasen neben vereinzelter *V. hirta* und sehr seltener *V. odorata* die Eschenbestände. Die Bastarde übertreffen die Eltern an Zahl und Größe der Blüten. Die Blätter erfahren gegen Ende der chasmogamen Periode im Spätfrühling eine starke Vergrößerung von Stiel und Spreite (vgl. GERSTLAUER 1943), und dadurch erinnert das Laub an das der niederösterreichischen Formen der *V. sepincola*. Es mag der Augenfälligkeit dieses Merkmals zuzuschreiben sein, daß die Population in dem entsprechenden Zustand auf den ersten Blick ein sehr einheitliches Bild bietet. Bei genauerem Zusehen finden sich sehr wohl Unterschiede: es gibt Pflanzen mit und ohne Ausläufer, mit rundlichen und mit spitzen Blättern, mit breiten und mit schmalen Stipeln, mit geringem und ohne Wohlgeruch. Durch sein massenhaftes Auftreten vermittelt der Bastard den Eindruck einer selbständigen fertilen Art. Nach CLAUSEN (1931 a, S. 330) bildet *V.* [*hirta* + *odorata*] auch in Dänemark recht stabilisierte Formen.

Das chromosomale Verhalten (vgl. Abb. 6) ist ähnlich dem der Bastarde zwischen *V. alba* und *V. hirta*. Von 68 untersuchten Pflanzen besaßen 23 die somatische Zahl 20, 29 hatten $2n = 22$, 16 hatten $2n = 24$; höhere Zahlen kamen nicht vor, auch keine ungeraden. Die Individuen mit gleicher Chromosomenzahl stellen nicht etwa einen Typus einheitlicher Merkmalskombination dar. In der Meiose treten, schon wenn $2n = 20$, meist Univalente auf, 2 oder 4, die sich in der Metapahse I spalten können. Die Individuen mit erhöhter Chromosomenzahl verhielten sich größtenteils nicht anders. Etwa 80% der PMZ ließen 2 oder 4 Univalente erkennen; CLAUSEN hat an Wildbastarden aus der Schweiz „perhaps" bis zu 8 Univalenten gesehen. Nur in einigen Exemplaren mit $2n = 24$ bildeten etwa 50% der PMZ 12 Bivalente, die übrigen 11 Bivalente und 2 Univalente. Diese abweichenden Pflanzen hatten auch ungewöhnlich viel, nämlich mehr als 50% guten Pollen, während bei allen übrigen nur 5—10% der Pollenkörner tauglich waren.

Im Fruchtansatz der kleistogamen Blüten waren diese durch höhere Pollenfertilität ausgezeichneten Pflanzen den übrigen nicht überlegen; die geringste Menge tauglichen Pollens reicht also aus, um alle tauglichen Samenanlagen (durchschnittlich 18 je Fruchtknoten) zu

befruchten. Daß in Wildbastarden *V.* [*hirta* + *odorata*] mit $2n = 20$ Chromosomen die Meiose der Embryosackmutterzellen normal verläuft, aber dann doch die größte Zahl der Samenanlagen vor Erreichung des 8-Zellen-Stadiums des Embryosacks degeneriert, berichtet SCHNARF; er nennt den Bastard *V. permixta* JORD. Der taugliche Prozentsatz ist unter den Embryosäcken höher als im Pollen, von dem 97% steril sind.

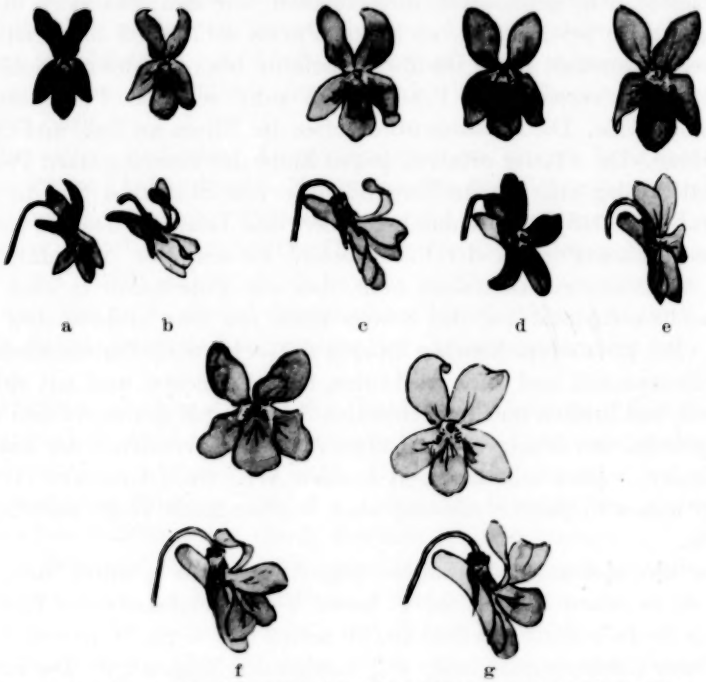


Abb. 7a—g. Vorder- und Seitenansicht typischer Blüten von: a und b *V. silvestris*. c—f Übergangsformen zu *riviniana*. g *riviniana*. c Von einer triploiden Pflanze, mit $2n = 30$, $^4/_5$ der natürlichen Größe.

II. Bastarde der Caulescentes-Rosulantes.

3. V. silvestris ($n = 10$) × V. riviniana ($n = 20$) oder reziprok.

Im Nymphenburger Park bei München bilden die Populationen der beiden Waldveilchen dichte Bestände. Sie konnten dort genauer studiert werden. Es ergab sich dabei das bereits von BETHKE (1882) aus Ostpreußen geschilderte Bild: an den Stellen, wo beide Arten gemeinsam vorkommen, sind sie durch Übergänge verbunden. Im allgemeinen weisen die Zwischenformen eine größere Zahl von Merkmalen der *V. riviniana* auf als solche der *V. silvestris*. Es macht deshalb am Standort keine Schwierigkeiten, *V. silvestris* innerhalb des Formengemisches zu erkennen. *V. riviniana* dagegen vermittelt den Eindruck, als sei sie eine hochgradig variable Art. Einige Blütenformen zeigt Abb. 7.

Auch durch die Ermittlung ihrer Chromosomenzahl (vgl. Abb. 8) läßt sich *V. silvestris* mit 20 somatischen Chromosomen leicht von dem Formengemisch trennen, während auf der anderen Seite von 65 untersuchten Übergangsformen 58, d. i. 90% mit *V. riviniana* ($2n = 40$) übereinstimmten und nur 7 (oder 10%) die intermediäre Zahl 30 besaßen.

Die 30chromosomigen Bastarde.

In der heterotypischen Teilung traten 10—8 Bivalente und 10 bis 14 Univalente auf. Letztere verhielten sich in einer und derselben Pflanze unterschiedlich. Sie werden entweder, in etwa $^1/_5$ der PMZ, ohne Spaltung zufallsmäßig auf die Dyadenkerne verteilt, oder es erfahren, in etwa $^4/_5$ der Fälle, 1—3 Univalente eine Längsspaltung. In der homöotypischen Teilung spalten sich wohl alle Chromosomen, auch die Abkömmlinge der Univalenten, was dann zu einer Erhöhung der Chromosomenzahl führt.

In einer Gruppe von PMZ wurde unter 7 ausgezählten Anaphasen II ein Gonenpaar mit je 20 Chromosomen beobachtet, dem weitere 26, noch nicht in 13 + 13 getrennte, Einheiten gegenüberstanden (Abb. 8). Hier waren also 3 Univalente bei der ersten Teilung gespalten worden, und in Anaphase I waren, während beide Tochterkerne 10 halbe Bivalente + 3 halbe Univalente bekamen, alle 7 ungespaltenen Univalenten dem einen Kern zugeteilt worden. Bei Allosyndese werden 20chromosomige Gonen, wenn sie zustande kommen, $(10-x)$ *silvestris*-Chromosomen und $(10+x)$ *riviniana*-Chromosomen in sich tragen, wobei x zwischen 0 und 10 variiert und im Durchschnitt 5 ist. Dieselbe Beziehung hat schon Clausen (1927, S. 698) abgeleitet, aber unter der speziellen Voraussetzung, daß immer alle 10 Univalenten sich in Metaphase I spalten und deshalb alle Gonen 20 Chromosomen erhalten. Von einer solchen Gesetzmäßigkeit ist nach unseren Erfahrungen an unserem Material nicht die Rede, und Gonen mit 20 Chromosomen, die wie wir beobachtet haben auch auf anderem Weg entstehen können, sind sehr selten. In einer Knospe gelang es, die erste Mitose in 3 normal ausgebildeten Pollenkörnern zu beobachten; alle 3 zählbaren Äquatorialplatten bestanden aus 20 Chromosomen, der größte Teil der Pollenkörner, etwa 90%, war gehemmt und zeigte keine Kernteilungen.

Häufig entstehen mehr als 4 Gonen in einer PMZ und darunter Zwergzellen mit wenigen oder einem einzigen Chromosom. Die Zahl der entstehenden Gonen kann schon in der Interphase erkannt werden, weil hier meistens die Zonen der späteren Wandbildung durch Ansammlung von Plastiden (und Mikrosomen ?) sich vorzeichnen.

Die Samenbildung in den kleistogam entstandenen Früchten war erstaunlich gut; jede enthielt 5—10 große Samen. Von den chasmogamen Blüten fruchteten nur etwa 5%.

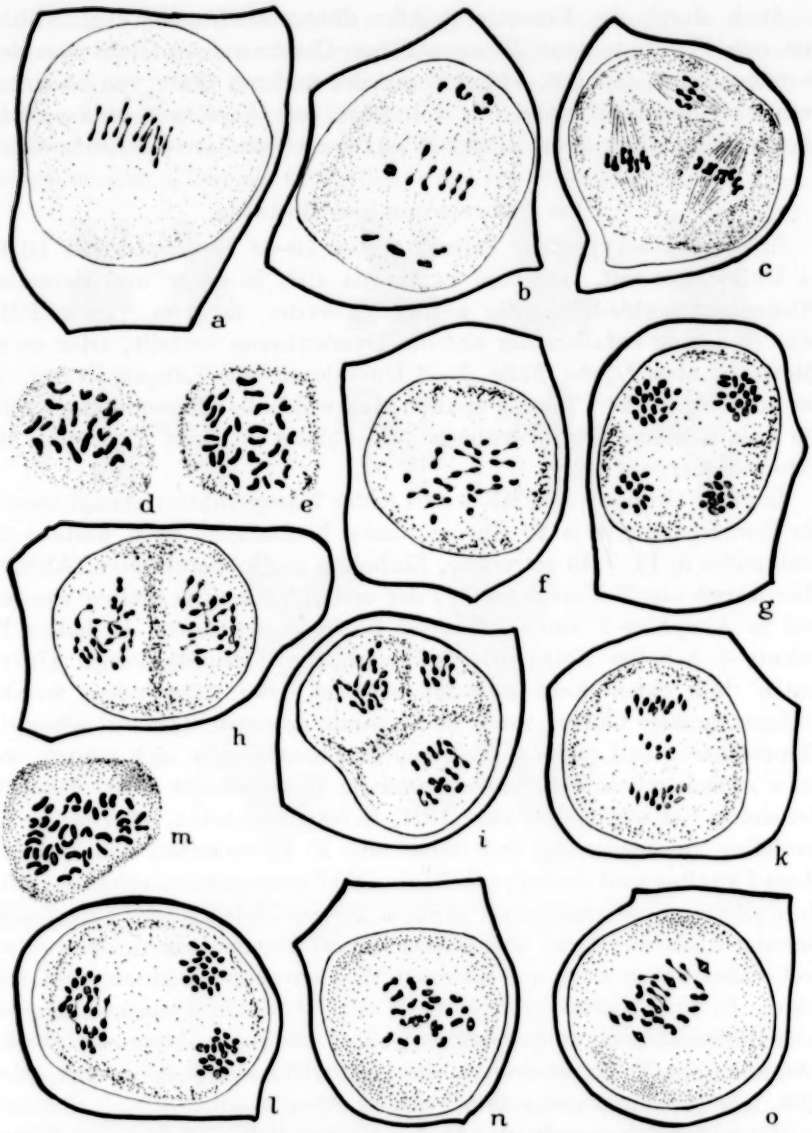


Abb. 8 a—o. a—d: *V. silvestris*; a frühe Anaphase I im Frühling, 10 Bivalente; b Anaphase I von der gleichen Pflanze im Oktober; einzelne Paare bleiben in der Metaphasenebene zurück; c ähnliche Störung, späterer Zustand mit 3 homöotypischen Spindeln; d Mitose aus einer Blütenknospe, 20 Chromosomen. e—o: *V.* [*silvestris* + *riviniana*], Pflanzen mit $2n = 30$ Chromosomen; e Mitose aus der Fruchtknotenwand; f PMZ der gleichen Pflanze, frühe Anaphase I, 10 Paare und 10 Univalente; g Anaphase II in der PMZ einer anderen Pflanze mit $2n = 30$; insgesamt sind 60 Einheiten zählbar, durch ungleiche Verteilung von Univalenten erhielt ein Gonenpaar bei der 1. Reifeteilung 12, das andere 18 Einheiten; h frühe Anaphase II aus derselben Pflanze; die Chromosomen hatten sich in Anaphase I zu 15 und 15 getrennt. i Anaphase II aus einer anderen Pflanze mit $2n = 30$; 3 Interphasenkerne, die sich zu Anaphase II anschicken, mit 13, 12 und 6 Einheiten, das

Die Nachkommen 30chromosomiger Bastarde.

Von 4 Pflanzen mit 30 somatischen Chromosomen wurden jeweils 20 kleistogam gebildete Samen ausgesät. Je 10 Samen stammten aus einer guten Kapsel, und von diesen 10 Samen wurden im besten Falle 6 Tochterpflanzen gewonnen. Von 6 solchen als F_2 zu bezeichnenden Individuen wurde die somatische Zahl zu 40 bestimmt. Danach hat es den Anschein, daß nur solche Zygoten sich bis zur Keimfähigkeit entwickeln, die aus zwei 20chromosomigen Keimzellen hervorgegangen sind; 20chromosomige Pollenkörner haben wir kennengelernt. Ob schon alle

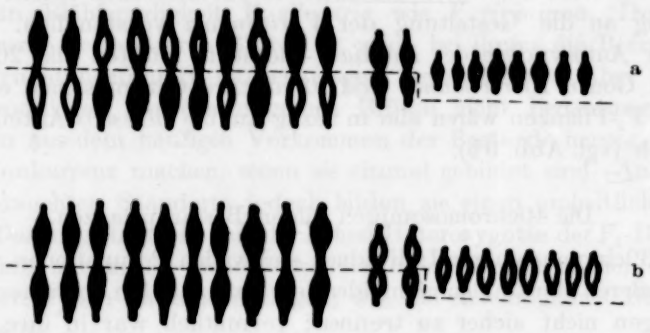


Abb. 9 a u. b. Schemata der Chromosomenpaarung bei dem Bastard *V.* [*silvestris*+*riviniana*]. Chromosom der *V. riviniana* ganz schwarz, der *silvestris* mit hellem Mittelfeld; je 2 der Univalenten in Spaltung. Weitere Erklärung im Text.

Gonen mit einer anderen Chromosomenzahl als 20 ausfallen oder auch noch Zygoten mit einer anderen Zahl als 40 sich nicht zu reifen Embryonen entwickeln, bleibt offen.

Im Gegensatz zu der einheitlichen Chromosomenzahl zeigten die Merkmalskombinationen in dieser Nachkommenschaft eine ähnliche Variationsbreite wie die 40chromosomigen Zwischenformen in den wilden Populationen, vor allem Spaltung nach der Form und Farbe der Blüten und nach der Gestalt des Sporns.

Die Reduktionsteilungen dieser F_2-Pflanzen werden durch Auftreten einiger Univalenten meist mehr oder weniger gestört. Im Extrem wurden einmal 6 Univalente neben 17 Bivalenten ermittelt (Abb. 8 n),

31. Chromosom dürfte durch Spaltung eines univalenten entstanden sein. k Anaphase I von derselben Pflanze; die Interphasenkerne erhalten 12 und 13 Chromosomen, 7 Univalente bleiben im Äquator zurück, zusammen 32 Einheiten; l PMZ einer Pflanze mit 30 somatischen Chromosomen während und nach der 2. Reifeteilung; ein Gonenpaar erhält je 20 Chromosomen, das andere je 13 (teilweise noch in Teilung); die Vermehrung von 60 auf 66 Einheiten ist durch die Spaltung von 3 Univalenten verursacht; alle Chromosomen nehmen an der 2. Reifeteilung teil, dabei sind 2 Gonen mit der Chromosomenzahl der *V. riviniana* gebildet worden; m Mitose aus einer Blütenknospe einer Bastardpflanze mit $2n = 40$ Chromosomen; n Metaphase I aus einer Bastardpflanze mit $2n = 40$; unter den 23 zählbaren Einheiten müssen sich 17 Bivalente und 6 Univalente befinden; o PMZ aus einer Bastardpflanze mit $2n = 40$, 20 Bivalente.

manchmal waren es 4, öfter 2 Univalente. 20 Bivalente wurden in 3 PMZ beobachtet (Abb. 8 o).

Aus der Vielförmigkeit der zu *riviniana* tendierenden F_2 läßt sich schließen, daß die Meiose, wie CLAUSEN annahm, dem *Drosera*-Typus folgt, d. h. daß 10 *silvestris*-Chromosomen sich mit 10 *riviniana*-Chromosomen paaren und 10 *riviniana*-Chromosomen ungepaart bleiben. Die Trennung der Bivalenten sorgt für Rekombination von Elementen der beiden Eltern, die Vermehrung der Chromosomenzahl geht ganz auf Kosten der *riviniana*-Elemente (vgl. das Schema Abb. 9a). Das Überwiegen der *riviniana*- über die *silvestris*-Chromosomen macht die Annäherung an die Gestaltung der *V. riviniana* verständlich. Bei gesättigter Autosyndese der *riviniana*-Elemente müßten alle 20chromosomigen Gonen 10 *riviniana*- und 10 *silvestris*-Chromosomen enthalten und die F_2-Pflanzen wären alle in bezug auf die *silvestris*-Anteile homozygotisch (vgl. Abb. 9b).

Die 40chromosomigen wilden Bastardpflanzen.

Die 30chromosomigen Individuen der wilden Populationen waren in ihren äußeren Merkmalen nicht identisch und von den ähnlichen 40chromosomigen nicht sicher zu trennen; vermutlich war in ihre Bildung nicht nur reine *riviniana* eingegangen. Die Zwischenformen stellen eine Variationsreihe dar, die mit intermediären Typen beginnt und mit sehr *riviniana*-ähnlichen endet. Übergänge vom intermediären Typus zu *V. silvestris* sind in dem untersuchten Gebiet nicht gefunden worden. Wie das zu verstehen ist, müßte durch künstliche Kreuzungen und Rückkreuzungen geklärt werden.

Ausgesprochene Zwischenformen, bei denen $2n = 40$ ermittelt wurde, hatten immer teilweise schlechten Pollen, und auch noch recht *riviniana*-ähnliche Individuen waren als Kreuzungsprodukte zu erkennen an der partiellen Pollensterilität. Im ganzen wurden 56 solche Stöcke kultiviert, mit einer Pollensterilität von 10—50%, im Durchschnitt 30%. Der Pollen ist also viel besser fertil als bei den Triploiden, die durchschnittlich 89% schlechten Pollen besitzen. Die Meiose zeigt meist einige Univalente, wie bei den 40chromosomigen Nachkommen der Triploiden. Bei dieser scheinbar weitgehenden Ausgeglichenheit der Genome ist das Maß der Pollensterilität immerhin auffällig.

CLAUSEN (1927, S. 680f.) beschreibt die Meiose von wilden Bastarden zwischen *V. silvestris* und *V. riviniana*. Wie er sagt, waren es keine F_1-Hybriden, und keine Pflanze hatte annähernd die Chromosomenzahl von *V. silvestris*. Univalente kamen überall vor. Die somatischen Chromosomenzahlen wurden nicht bestimmt, die Zahl der Einheiten in Metaphase I war 20—23, das deutet also auf ähnliche Verhältnisse wie

bei unseren 40chromosomigen Zwischenformen. Aber die dänischen Rassen müssen sich ja nicht genau so verhalten wie die bayerischen.

Das cytogenetisch bemerkenswerteste Ergebnis dieser Untersuchung über die Bastarde zwischen der diploiden *V. silvestris* und der tetraploiden *V. riviniana* ist also, daß die Kreuzungsprodukte sich ganz anders verhalten als die zwischen 2 diploiden Arten und, entgegen der Erwartung, auf kürzestem Weg zu der hohen Zahl des tetraploiden Elters zurückkehren.

Trotz den Störungen der Keimzellenbildung sind die Übergangsformen im untersuchten Gebiet zahlreicher als die Elterarten. Sie übertreffen an Blühfreudigkeit *V. silvestris* wie *V. riviniana*. Durch die Kleistogamie der späteren Blüten ist auch bei ihnen die Befruchtung aller befruchtungsfähigen Samenanlagen gewährleistet. Aber daß die Samenproduktion der chasmogamen Blüten nicht bedeutungslos ist, geht eben aus dem häufigen Vorkommen der Bastarde hervor, die den Arten Konkurrenz machen, wenn sie einmal gebildet sind. An keinem der untersuchten Standorte jedoch bilden sie einen einheitlichen Biotypus. Das mag einerseits mit der hohen Heterozygotie der F_1-Bastarde, andererseits mit immer wiederkehrenden Kreuzungen zwischen den verschiedenen Typen zusammenhängen, wie die chasmogamen Blüten sie ja zulassen.

Neue ganz ausgeglichene Biotypen gehen aus den Kreuzungen der beiden Arten nicht hervor, und im ganzen kann man sagen, daß die Kreuzung mit *V. silvestris* nur die Variabilität der *V. riviniana* erhöht.

Nach Abschluß meiner Untersuchungen (sogar erst nach Niederschrift der Dissertation) wurden mir 2 Arbeiten von VALENTINE (1941 und 1950) bekannt, die die genetischen Verhältnisse bei *V. riviniana* und *V. reichenbachiana* JORD. = *V. silvestris* LAM. behandeln.

VALENTINE (1950) konnte Kreuzungen von *V. riviniana* mit *V. silvestris* und reziprok durchführen und Bastarde mit 30 somatischen Chromosomen erzeugen. Bei seinen experimentell gewonnenen Pflanzen traten die gleichen Störungen der Pollenbildung und die dadurch bedingte partielle Pollensterilität auf wie bei unseren Wildpflanzen mit der gleichen Chromosomenzahl. Es wurden von ihm durchschnittlich 26% taugliche Pollenkörner in den Antheren gefunden; bei unseren Pflanzen waren es nur 11%. Während aber unsere Wildbastarde stets in großer Zahl aus kleistogamen Blüten Früchte bildeten, erhielt VALENTINE nur höchstens an 6,24% dieser Blüten Früchte. Aus deren Samen konnte er 7 Nachkommen (F_2) mit folgenden Chromosomenzahlen aufziehen: 2 Pfl. mit je 20 Chromosomen, je 1 Pfl. mit 18, 21, 21 ± 1; bei 2 Pfl. wurde die Chromosomenzahl nicht bestimmt.

Von einer F_1-Hybride, die neben $2n = 30$ noch 3—4 kleine überzählige Chromosomen besaß, erhielt VALENTINE 2 weitere Nachkommen, von denen eine Pflanze die Chromosomenzahl $2n = 41 \pm 1$ hatte. Die Nachkommen unserer Pflanzen mit $2n = 30$ besaßen ausschließlich 40 somatische Chromosomen.

VALENTINES Ergebnisse weichen also von den unseren weit ab.

Demgegenüber ist einerseits auf die Möglichkeit hinzuweisen, daß unsere in der Natur gesammelte Mutterpflanze mit $2n = 30$ doch nicht *unmittelbar* durch Kreuzung von *V. riviniana* × *V. silvestris* entstanden war. Andererseits könnten sich aber die Waldveilchen der süddeutschen Flora bei Kreuzung anders verhalten als die von VALENTINE in England untersuchten.

Auf einer Exkursion konnte ich 1951 im Apennin einige Exemplare der *V. silvestris* sammeln, die sich morphologisch von den einheimischen Formen stark unterschieden und wohl einer vom Arttypus abweichenden geographischen Rasse angehören. Auch *V. riviniana* dürfte innerhalb Europas in verschiedene Rassen zerfallen. So stellt VALENTINE (1941) für England und Westeuropa eine *V. riviniana* REICHB. ssp. *minor* ($2n = 40$) und eine ssp. *nemorosa* ($2n = 46$, worunter 6 überzählige kleine Chromosomen, vgl. 1950; hier dürfte es sich wohl um B-Chromosomen handeln) auf. Zu den Kreuzungen wurden Pflanzen mit 40 Chromosomen verwendet. Wenn VALENTINE sowohl von *V. silvestris* als auch von *V. riviniana* eine andere Rasse vor sich hatte als wir, sind die Unterschiede der Befunde nicht zu verwundern.

4. Bastarde der V. rupestris mit den Waldveilchen.

Häufig lassen untypische Formen der caulescenten Veilchen durch eiförmige Stipeln und rundliche Blattform eine Einkreuzung der *V. rupestris* SCHMIDT vermuten. Solche Zwischenformen waren stets umstritten, und ihre Verwandtschaft mit dem Sandveilchen galt nur bei gleichzeitiger Anwesenheit der *V. rupestris* als einigermaßen gesichert.

An einem solchen Standort im Hirschgarten bei München wurden diese Zwischenformen studiert. Auf Grund ihrer Blatt- und Stipelform und ihrer Behaarung ließen sie sich von ihren Stammformen unterscheiden; es gelang jedoch nicht, ein geeignetes Kriterium ausfindig zu machen, das die Entscheidung zwischen dem Elternanteil von *V. riviniana* oder *V. silvestris* oder deren Bastard ermöglichte.

Auch die Bastarde der *V. rupestris* mit den Waldveilchen wiesen eine hochgradige Pollensterilität zwischen 90 und 95% auf. Das gleiche Verhalten hatte BETHKE (1882) gefunden. Wie bei den erstbeschriebenen Bastarden wird durch das Auftreten von Univalenten die Reduktionsteilung gestört; spaltende Univalente wurden ebenfalls beobachtet (Abbildung 10 g und h). Im Gegensatz zu *V.* [*silvestris* + *riviniana*] besitzen aber die Zwischenformen der *V. rupestris* keine einheitlichen Diploidzahlen; in ihren somatischen Mitosen wurden die Zahlen 20, 24, 28, 34, 40 und 44 ermittelt (Abb. 10 a—f).

Bei den Gliedern dieser Reihe handelt es sich sicher nicht um Pflanzen gleicher Herkunft; es ist vielmehr anzunehmen, daß sich darunter Bastarde der *V. rupestris* sowohl mit *V. silvestris* als auch mit *V. riviniana* befinden. Vielleicht sind die Bastardpflanzen mit Diploidzahlen unter 30 aus Kreuzungen mit *V. silvestris* hervorgegangen, während höhere Zahlen auf die Beteiligung von *V. riviniana* oder *V.* [*silvestris* + *riviniana*] hinweisen.

Die Bastarde der *V. rupestris* scheinen wie die Zwischenformen mancher anderer *Violae* nicht auf die Standorte der *V. rupestris* beschränkt. Wie die morphologische und cytologische Untersuchung zeigte, sind derartige Formen z. B. im Nymphenburger Park bei München ohne die Anwesenheit der *V. rupestris* anzutreffen. Das Auftreten solcher mutmaßlicher „Halbwaisen" wurde von MURR (1902, 1909) an *Viola* und *Hieracium* eingehend studiert. Die Ursache muß wohl darin gesucht werden, daß einerseits gewisse Elternarten sich im betreffenden Gebiet

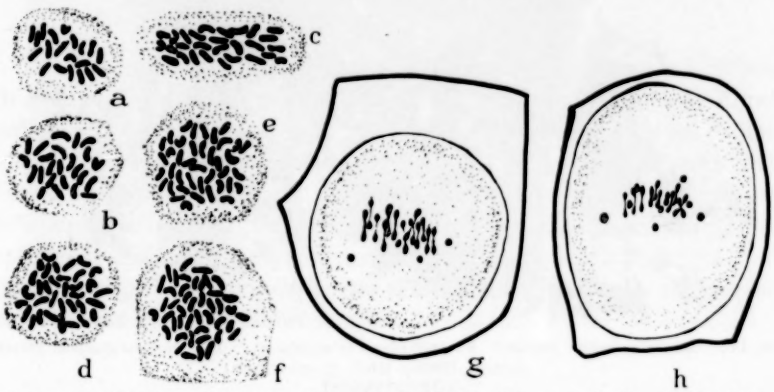


Abb. 10a—h. Bastarde der *V. rupestris* mit den Waldveilchen. a—f: Somatische Mitosen aus Blütenknospen; a $2n = 20$, *V.* [*rupestris* + silvestris]; b $2n = 24$, wohl ebenso: c $2n = 28$; d $2n = 34$, vielleicht *V.* [*rupestris* + *riviniana*]; e und f $2n = 40$; f $2n = 44$, beide *V.* [*rupestris* + *riviniana*]. g PMZ einer Pflanze mit 28 Chromosomen, Metaphase I zeigt 4 Univalente und 13 Elemente in Teilung, davon wohl 12 Bivalente und 1 spaltendes Univalent. h Andere PMZ derselben Pflanze, 9 Bivalente und 10 Univalente, zusammen 28 Einheiten.

im Rückzug befinden, daß aber andererseits die Zwischenformen den Eltern an Reproduktionskraft überlegen sein können und sich auf eigene Faust ausbreiten.

III. Bastarde zwischen Caulescentes-Rosulantes und Caulescentes-Erosulatae.

5. V. riviniana × montana oder reziprok.

In den Wäldern um München kommen dort, wo sich *V. montana* unter die Populationen von Waldveilchen mischt, auch Zwischenformen vor. Sie ähneln im Frühjahr der *V. montana* und behalten stets den Achsencharakter der *Erosulatae* bei. Im Sommer erhalten sie große herzförmige Blätter, die teilweise das Laub der *V. riviniana* um die Hälfte überragen. Zehn derartige Exemplare, wohl *V.* [*riviniana* × *montana*] oder reziprok, nicht *V.* [*silvestris* + *montana*], wurden 1949 in Kultur genommen. Bereits im Juni luxurierten diese Pflanzen auffallend; sie erreichten im Gewächshaus wie im Freiland etwa die doppelte

Höhe der *V. riviniana*. Mit ihrer kräftigen Bestockung erinnerten sie kaum mehr an einheimische Veilchenarten (Abb. 11). — Auch BRUUN

Abb. 11. Luxurierender Bastard *V.* [*riviniana* + *montana*]. Die vertrockneten kleistogamen Blüten sind zu erkennen.

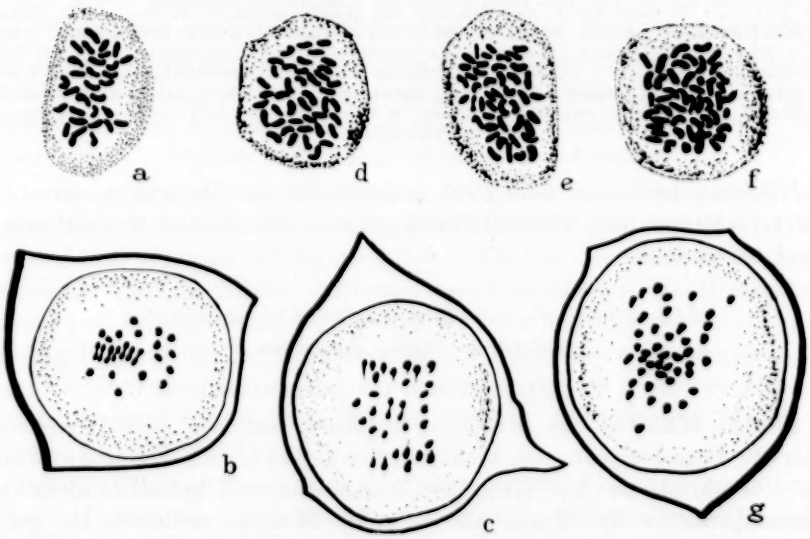


Abb. 12a—g. a—c *V.* [*montana* + *rupestris*]: a und b mit $2n = 30$, in b 7 Bivalente und 16 Univalente, in c Metaphase mit 32 Einheiten, 2 Univalente müssen sich gespalten haben. d—g: *V.* [*montana* + *riviniana*]; d und e Mitosen mit 44, f mit 48 Chromosomen. g PMZ einer Pflanze mit 42 Chromosomen, es haben sich 40 Univalente und ein Paar gebildet(?).

(1932, S. 64) erwähnt, daß die Bastarde zwischen *V. canina* und *riviniana* mitunter besonders groß sind.

Die Diploidzahlen der untersuchten Pflanzen lagen zwischen 42 und 48 (Abb. 12d—g). Bei der Meiose blieben die allermeisten Chromosomen ungepaart, und der Pollen war völlig steril. Trotz überreicher Blütenbildung kam es nicht zum Fruchtansatz, auch die kleistogamen Blüten vertrockneten und fielen ab. Das Vorkommen von 2—8 überzähligen Chromosomen deutet aber darauf hin, daß die betreffenden Pflanzen keine Primärbastarde waren, daß diese sich also doch sexuell fortpflanzen können.

6. V. rupestris × montana oder reziprok.

Bei Erding unweit München sammelte Dr. MERXMÜLLER in 2 Stücken ein Veilchen, das der *V. canina* (aus dem Bayerischen Wald) sehr ähnelte und zunächst dafür gehalten wurde. Aber beide Individuen entpuppten sich als triploid, mit der somatischen Chromosomenzahl 30, mit vielen Univalenten neben 7 oder 8 Bivalenten (Abb. 12a—c) und mit zu etwa 95% sterilem Pollen. Diese Konstitution weist auf Kreuzung einer tetraploiden mit einer diploiden Art hin, und tatsächlich wächst in der Nähe die diploide *V. rupestris*, die sich mit einer Form des *canina-montana*-Kreises gekreuzt haben muß.

Besprechung.

Kreuzung kann nur an chasmogamen Blüten geschehen, und diese sind bei unseren Veilchen oft unfruchtbar. Deswegen ist es fast verwunderlich, daß Mischlinge so häufig vorkommen. Die ansehnliche Individuenzahl der Bastarde in den Populationen ist weniger erstaunlich. Denn die Hybriden sind meist sehr wüchsig, sie können sich, besonders wenn *V. odorata* oder *V. alba* mit ihren Ausläufern im Spiel sind, leicht vegetativ vermehren, sich also als Klone ausbreiten, und sie können, weil sie zahlreiche fertile Früchte aus kleistogamen Blüten hervorbringen, auch auf geschlechtlichem Wege eine variable Nachkommenschaft erzeugen, obwohl ihr Pollen immer zu einem großen Teil untauglich ist. Ob der Prozentsatz schlechten Pollens in den kleistogamen Blüten ebenso niedrig ist wie in den chasmogamen, müßte freilich noch genauer geprüft werden. Rückkreuzung mit einem Elter und sexuelle Verbindung zwischen Bastardindividuen verlangt wieder Fruchtung chasmogamer Blüten. Daß bei *V.* [*odorata* + *hirta*] auch chasmogame Blüten ansetzen können, berichtet ERDNER.

Die Steigerung der Chromosomenzahl von 20 bis auf 24 bzw. sogar 28 bei den Bastarden der *V. hirta* mit den ausläufertragenden Arten *V. odorata* und *alba* fordert sexuelle Fortpflanzung, wobei das Auftreten von Univalenten in der Meiose, die sich in beiden Reifeteilungen spalten, für die Vermehrung der Chromosomen sorgt. Obwohl die aneuploid

vermehrten Chromosomenzahlen fast immer gerade sind, scheinen solche Zahlen wie 22, 24 usw. nicht fixiert zu werden, schon deswegen nicht, weil selten nur Bivalente auftreten. Die als *V. sepincola* zusammengefaßten Sippen, die $2n = 40$ Chromosomen besitzen, werden wohl eher sprunghaft als schrittweise zur tetraploiden Stufe aufgestiegen sein und sich so stabilisiert haben. Es liegt nahe, einen diploiden Bastard *V.* [*odorata* + *hirta*] zu colchicinieren, um zu erfahren, ob sich die *V. sepincola* nachahmen läßt.

Bei mutmaßlichen Mischlingen zwischen den tetraploiden Arten *V. riviniana* und *V. montana* wurden 42—48 Chromosomen gezählt, analog dem Verhalten bei Kreuzung zweier diploider Arten.

Wenn die diploide *V. rupestris* in aus den beiden Waldveilchen *V. silvestris* ($n = 10$) und *V. riviniana* ($n = 20$) gemischte Populationen gerät, bewegen sich die Chromosomenzahlen der *rupestris*-Bastarde zwischen 20 und 44. Bemerkenswert ist, daß auch hier die Zahl 40, wenn auch selten, überschritten wird. Im übrigen werden sich bei der Meiose die gleichen Vorgänge abspielen wie bei den vorher behandelten Mischlingen.

Auffällig abweichend von den übrigen untersuchten Bastarden benehmen sich die Mischlinge zwischen *V. silvestris* und *V. riviniana* insofern als keine anderen Chromosomenzahlen als 30 und 40 gefunden wurden. Die genannte Verbindung verdient um so mehr in weiterem Umfange geprüft zu werden, als VALENTINE bei künstlicher Kreuzung englischer Sippen ein Verhalten fand, wie es bei Triploiden gewöhnlich zu beobachten ist.

FOTHERGILL betont, daß *V. riviniana* nicht als Autotetraploide von *V. silvestris* entstanden sein kann, weil die erstere 18 C- und 2 lange B-Chromosomen besitzt, die letztere 38 C- und 2 kurze D-Chromosomen. Dieses D-Chromosom könnte aber von *V. canina* stammen, ebenso wie der weiße Sporn. An einer Verwandtschaft zwischen *V. silvestris* und *V. riviniana* ist nicht zu zweifeln, und wenn ein triploider Bastard zwischen der diploiden *V. silvestris* und der tetraploiden *V. canina* die Neigung hatte sich zur Tetraploidie hinaufzuregulieren, wie es jetzt noch die Mischlinge der beiden Waldveilchen tun, konnte ein *riviniana*-Typus rasch konstituiert werden. *V. canina* ist recht vielförmig, im Gegensatz zu *V. silvestris*, und man sollte darauf achten, ob die verschiedenen Rassen von *V. riviniana*, die man schon unterschieden hat, Anklänge an die im gleichen Gebiet wohnenden Rassen von *V. canina* zeigen. Aber wer weiß, wie alt alle diese Veilchenarten sind und wie weit sie schon gewandert sein mögen.

Ein Überbleibsel der diploiden Ausgangsform für die tetraploiden Arten der *canina*-Gruppe scheint in der *V. stagnina* erhalten.

Wenn ein Bastard bestandweise auftritt, vor allem wenn er sich von den Wohnstätten der Eltern entfernt, mag er wie eine besondere polymorphe Art oder Unterart wirken, und man versteht, daß die Floristen dazu neigen, besonders solche Zwischenformen mit eigenen Namen zu

belegen, wie z. B. *V. bavarica* Schrank (*intermedia* Reichb.) für *V.* [*silvestris* + *riviniana*], *V. permixta* Jord. (*scabra* Fr. v. Braun) für *V.* [*hirta* + *odorata*] (vgl. z. B. Vollmann, Gerstlauer). Für den Genetiker bedeutet die Genesis alles; die Benennung ist gleichgültig.

Zusammenfassung.

400 Veilchenpflanzen der Section *Nomimium* aus bayerischen Wildpopulationen wurden in Töpfen kultiviert und ebenso wie 100 weitere Individuen cytologisch untersucht. Überall wurden die somatischen Mitosen in Blütengewebe wie die Reifeteilungen in den Pollenmutterzellen studiert.

Die reinen Arten haben in unserem Gebiet die aus der Literatur bekannten Chromosomenzahlen $2n = 20$ oder 40. Neu bestimmt wurden die Zahlen für *V. alba* Beck. und *V. pyrenaica* Ram.; beide Arten sind diploid. Die Meiosen zeigen bei allen Arten regelmäßige Bivalentbildung.

In 3 verschiedenen Erdmischungen und bei 3 verschiedenen Feuchtigkeitsgraden kultiviert, wurden die meisten Arten sehr wenig modifiziert, auffällig dagegen die auch im Freien sehr variable *V. hirta*.

Wo die Areale zweier oder mehrerer Arten zusammenstoßen, wurde nach durch Kreuzung entstandenen Zwischenformen gesucht.

Fraglose Bastarde haben immer hochgradig, bis zu 95%, sterilen Pollen und in der Metaphase I der Meiose eine wechselnde Zahl von Univalenten, die sich schon in Anaphase I spalten können.

Auch solche Individuen, die den reinen Arten sehr ähnlich sind, aber mehr oder weniger schlechten Pollen und teilweise gestörte Meiosen besitzen, dürfen als hybrid gelten.

Die Bastarde zwischen *V. odorata* und *V. hirta* besitzen $2n = 20$, 22 oder 24, die zwischen *V. alba* und *V. hirta* $2n = 20, 22, 24, 25, 26, 28$.

Die Bastarde zwischen *V. silvestris* ($n = 10$) und *V. riviniana* ($n = 20$) haben entweder 30 oder 40 somatische Chromosomen, ohne dazwischenliegende Zahlen. Die Nachkommen einer 30chromosomigen Pflanze waren alle tetraploid; die Bildung 20chromosomiger Pollenkörner ist beobachtet. Die Mischlinge zwischen *V. rupestris* ($n = 10$) und den beiden Waldveilchen zeigten $2n = 20, 24, 28, 34, 42, 44$.

Alle diese Bastarde erzeugen trotz mangelhafter Ausbildung des Pollens in den aus kleistogamen Blüten entstehenden Früchten keimfähige Samen. Ganz steril waren nur die luxurierenden Bastarde *V.* [*riviniana* + *montana*] (beide mit $n = 20$), bei $2n = 42$—48.

Nach dem cytologischen Verhalten sind die meisten Bastardindividuen der untersuchten Populationen keine primären Hybriden erster Generation. Demnach müssen die Mischlinge sich nicht nur als Klone vermehren, sondern auch aus Samen. Dem entspricht die habituelle Vielförmigkeit der Bastardpopulationen.

Auch die Populationen der *V. montana* sind äußerlich heterogen, aber alle Pflanzen sind völlig fertil, und zwischen Stammsippen und Bastarden ist hier nicht zu unterscheiden.

Die Entstehung eines Artbastardes bei unseren Veilchen ist wahrscheinlich kein häufiges Ereignis, weil die chasmogamen Blüten nur zum Teil Samen bringen. Wenn sich solche Mischlinge trotzdem so oft zwischen den Arten finden und erhalten, sogar zahlreicher werden können als die Eltern, beruht das wohl auf ihrer gesteigerten Wüchsigkeit bei ungeminderter Samenproduktion der kleistogamen Blüten.

Mein Dank für vielfache Anregungen gilt vor allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. Renner. Zu besonderem Dank bin ich weiterhin den Herren Prof. Dr. K. Suessenguth und Dr. F. Markgraf für zahlreiche Ratschläge verpflichtet. Ferner möchte ich an dieser Stelle Herrn Dr. H. Merxmüller danken, der mich mit seinem Rat in vielen Diskussionen unterstützte.

Literatur.

Becker, W.: Die Veilchen der bayerischen Flora. Ber. bayer. bot. Ges. **8**, 249 (1902). — Die Violen der Schweiz. Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges. **45**, 1 (1910a). — Violae Europaeae. Dresden 1910b. — Bergdolt, E.: Morphologische und physiologische Untersuchungen über Viola. Goebels Bot. Abh. **20** (1932). — Bethke, A.: Über die Bastarde der Veilchenarten. Diss. Königsberg 1882. — Brainerd, E.: Some natural violet-hybrids of North America. Vermont agric. Exper. Station, Bull. **239** (1924). — Bruun, H. G.: A theory on the cytologically irregular species Viola canina L. Hereditas (Lund) **16**, 63 (1932). — Candolle, A. P. de: Prodromus systematis naturalis, 1. Paris 1824. — Clausen, J.: Increase of chromosome-numbers in Viola experimentally induced by crossing. Hereditas (Lund) **5**, 29 (1924). — Genetical and cytological investigations on V. tricolor L. and V. arvensis Murr. Hereditas (Lund) **8**, 1 (1926). — Chromosome number and the relationship of species in the genus Viola. Ann. of Bot. **41**, 677 (1927). — Chromosome number and relationship of some North American species of Viola. Ann. of Bot. **43**, 741 (1929). — Danmarks viol-arter. Bot. Tidsskr. **41**, 317 (1931a). — Viola canina L., a cytologically irregular species. Hereditas (Lund) **15**, 67 (1931b). — Remarks upon H. G. Bruuns paper on Viola canina L. Hereditas (Lund) **17**, 67 (1932. — East, E. M.: Referat über 6 Arbeiten von E. Brainerd. Z. Vererbungslehre **9**, 351 (1913). — Erdner, E.: Sind die Veilchenbastarde fruchtbar oder nicht? Allg. bot. Z. **13**, 117 (1907). — Fothergill, Ph. G.: Studies in Viola. IV. The somatic cytology of our British species of the genus Viola. New Phytologist **43**, 23 (1949). — Gams, H.: Die Gattung Viola. In G. Hegi, Illustr. Flora von Mitteleuropa, Bd. V/1, S. 586. München 1926. — Gershoy, A.: Studies in North American violets. Vermont agr. Exper. Station, Bull. **367** (1934). — Gerstlauer, L.: Vorschläge zur Systematik der einheimischen Veilchen. Ber. bayer. bot. Ges. **26**, 12 (1943). — Heilborn, C.: Bitrag till Violaceernas cytologi. Svensk Bot. Tidskr. **20**, 414 (1926). — Kerner, A.: Floristische Notizen. Österr. bot. Z. **24**, 168 (1874). — Kupffer, K. R.: Apogameten, neueinzuführende Einheiten des Pflanzensystems. Österr. bot. Z. **57**, 368 (1907). — Miyaji, Y.: Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen Violaarten. Bot. Mag. Tokyo **41**, 262 (1927). — Murr, J.: Neue Veilchen für die Flora von Innsbruck. Österr. bot. Z. **40**, 134 (1890). — Verzeichnis der von mir in Norditalien gefundenen Hybriden. Dtsch. bot. Mschr. **12**, 91 (1894). — Ein Veilchentripelbastard. Ung. bot. Bl. **2**,

180 (1903a). — Erwiderung auf W. Beckers Artikel über V. Oenipontana Murr. Allg. bot. Z. **9**, 177 (1903b). — Beiträge zur Flora von Tirol und Vorarlberg. Allg. bot. Z. **11**, 147 (1905). — Peter, A.: Referat über Veilchenbastarde. Sitzgsber. Bot. Ver. München. Flora (Regensburg) **66**, 236 (1883). — Pöll, J.: Beiträge zur Veilchenflora von Innsbruck. Allg. bot. Z. **12**, 189 (1906). — Neue Veilchen aus Vorarlberg. Allg. bot. Z. **13**, 89 (1907). — Reichenbach, L.: Flora Germanica excursoria. Leipzig 1830. — Icones Florae Germanicae et Helveticae, Bd. 3. Leipzig 1838/39). — Renner, O.: Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II, Liefg 7. Berlin 1929. — Rouy, G., et J. Foucaud: Flore de France, Bd. 3. Paris 1896. — Schnarf, K.: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. Österr. bot. Z. **71**, 190 (1922). — Tischler, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 'sGravenhage 1950. — Valentine, D. H.: Variation in Viola riviniana Reichb. New Phytologist **40**, 189 (1941). — The experimental taxonomy of two species of Viola. New Phytologist **49**, 193 (1950). — Vollmann, F.: Flora von Bayern. Stuttgart 1914. — Wolf, H.: Eine bemerkenswerte Bildungsabweichung an Viola riviniana Reichb. Mitt. Pfälz. Ver. Naturk. u. Naturschutz **4**, 3 (1953).

Dr. Georg Schöfer,
Farbwerke Hoechst, Werk Lech-Chemie, Gersthofen bei Augsburg.

Planta, Bd. 43, S. 566—570 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

Kurze Mitteilung.

ZUM EXTRAFASZIKULÄREN WASSERWEG IN DER WURZEL.

Von

MAGDALENA HÜLSBRUCH.

(Eingegangen am 17. März 1954.)

In seiner Arbeit „Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen" übt BAUER u. a. scharfe Kritik auch an meinen „Fluoreszenzoptischen Untersuchungen über den Wasserweg in der Wurzel". Da diese Arbeit bei Kriegsende in Wien gedruckt wurde, als die meisten Verbindungen unterbrochen waren, dürfte sie wohl wenig bekannt geworden sein. Um nicht die Meinung aufkommen zu lassen, als ob uns die Einwände BAUERs berechtigt erschienen, mag im folgenden wenigstens zu einigen Punkten Stellung genommen werden.

Ziel meiner Untersuchung war, die „erweiterte Kohäsionstheorie", welche STRUGGER in seinen Veröffentlichungen 1938, 1939 und 1940 für Gewebe des Sprosses entwickelt hatte, auch auf die Wurzel auszudehnen. Dieses Ziel wurde in vier Versuchsgruppen (I—IV) angestrebt, deren jede für sich ihre Aufgabe darin sah, den extrafaszikulären Weg des Wassers mit Berberinsulfat zu markieren, sofern überhaupt eine strenge Abhängigkeit zwischen der Wanderrichtung und -geschwindigkeit des Farbstoffs und der des Wassers bestehen sollte.

Versuchsobjekt war *Vicia faba*, und zwar bei allen wesentlichen Experimenten deren *Adventivwurzeln* (über ihre Anzucht s. SIERP und BREWIG 1935 und BREWIG 1937). Nur bei den Vorversuchen wurden vergleichsweise auch deren noch nebenwurzelfreie Keimwurzeln benutzt.

Ausschlaggebende Versuche können naturgemäß nur an *ganzen* Wurzeln durchgeführt werden. Dazu diente in den Versuchsgruppen III und IV die Mikropotetometer-Apparatur von SIERP und BREWIG und die gesamten Erfahrungen, die diese Forscher über die Beeinflussung des Wassertransportes in der Wurzel gesammelt hatten. Die vorhergehenden Versuchsgruppen I und II sollten nur die Möglichkeit einer *quantitativen* Auswertung der späteren Experimente in III und IV schaffen.

Die Untersuchungen an parenchymatischen Gewebeschnitten verschiedenster Herkunft (I), in die Berberinsulfat aus einer 10%igen Gelatine mit 1% Farbzusatz einwanderte, ergaben, daß die Farbstoff-

wanderung sich auf die Membranen beschränkt — wie das auch STRUGGER angibt — und einem Diffusionsvorgang ähnlich ist. Die Diffusionskonstante C[1] nimmt jedoch ständig ab, was mit der Abnahme der wandernden Farbmenge durch Adsorption in den Zellmembranen zu erklären versucht wurde. Der Wandervorgang wurde trotzdem als „Diffusion" im weiteren Sinne aufgefaßt. — Die Geschwindigkeit des Farbvordringens lag bei allen untersuchten parenchymatischen Geweben in der gleichen Größenordnung und war abhängig von dem Farbvorrat, d. h. der Farbmenge, die gleich in den ersten Versuchsminuten von dem Gewebe aufgenommen wurde. Diese Farbmenge ist keineswegs, wie BAUER meint, identisch mit der in der Gelatine gebotenen Farbkonzentration, wenngleich natürlich eine gewisse Abhängigkeit bestehen dürfte. — In Keimwurzelschnitten bewegte sich das Berberinsulfat (1% in 10%iger Gelatine) z. B. in 116 Versuchsminuten mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 1,06 mm/h, d. h. langsamer als bei reiner Diffusion.

Wurden statt der Schnitte größere wassergesättigte Wurzelstücke (II) mit Farbgelatine oder Farblösung in Berührung gebracht, so wanderte der Farbstoff in *Keimwurzeln* merkwürdigerweise etwa 60mal schneller als in Adventivwurzeln, wobei die Geschwindigkeit weit über der normalen Diffusionsgeschwindigkeit lag. Es handelt sich um eine Beobachtungstatsache, für die eine Erklärung noch nicht gesucht wurde. — Bei 10fach höherer Farbkonzentration (1 statt 0,1%) verdoppelte sich die Wandergeschwindigkeit. In *Adventivwurzel*stücken kann diese „Diffusion" von 0,1%igem Berberinsulfat in 11 Versuchsminuten optimal mit einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 5,35 mm/h erfolgen; sie kann aber auch erheblich langsamer sein. Zusatz von Saccharose zur Farbgelatine bzw. Farblösung änderte daran nichts, obwohl dadurch deren Saugkraft auf 5,29 bzw. 14,31 Atm. erhöht und somit Wasser aus dem Wurzelgewebe gegen die Farbstoffwanderrichtung hinausgesogen wurde. BAUER versucht, diese Beobachtung zu entwerten, indem er behauptet, daß Wasser- und Farbstoffweg bei Wasserentzug verschieden seien. Er begründet dies mit sehr merkwürdigen Ansichten über das osmotische Geschehen, die unserer heutigen Kenntnis von diesen Vorgängen nicht ganz entsprechen dürften.

Meine beiden ersten Versuchsgruppen zeigten also, daß das Vordringen von 0,1%igem Berberinsulfat in wassergesättigten *Adventiv-*

[1] Ich benutze die Gelegenheit, zwei Korrekturen zu meiner Arbeit anzugeben: S. 228, Tabelle 5, Spalte 1 muß die Überschrift haben: t Tag, und auf S. 241 erhält man in Tabelle 10 die C (Std)-Werte durch Division der angegebenen Zahlen durch 60×60. Sie lauten also richtig: 16,0; 20,56; 21,35; 29,77; 23,73; 25,85; 7,78; 1,65; 0,95; 0,79; 0,71; 0,68.

*wurzel*stücken höchstens mit der Geschwindigkeit der gewöhnlichen Diffusion in 10%iger Gelatine vor sich geht und daß die Farbgeschwindigkeit in Wurzelschnitten noch geringer ist.

Um nun die Farbstoffwanderung in intakten Adventivwurzeln, die in Verbindung mit dem Sproß stehen, zu untersuchen, wurde zunächst dem Wurzelparenchym 0,1%iges Berberinsulfat von außen geboten (III). Wie die Potetometerversuche zeigten, wurde die Flüssigkeitsaufnahme und -abgabe der Wurzel durch den Farbstoffzusatz in keiner Weise beeinträchtigt: die Wurzel saugte eine Farbstofflösung genau so stark wie reines Wasser ein und gab auch umgekehrt an eine Farbstofflösung mit 0,20 mol Saccharosezusatz genau so viel Flüssigkeit ab, wie es der Zuckerkonzentration und der Durchlässigkeit der Wurzelrinde entsprach. Aber der Farbstoff wanderte im Wurzelparenchym gleich schnell bei Wasserein- und -ausstrom, er „diffundiert" also unabhängig von der Wasserbewegung. Genau das gleiche Ergebnis brachte auch meine letzte Versuchsgruppe (IV), in der das angeschnittene Wurzelende von Farblösung umgeben war, und diese direkt in das Gefäßsystem eingesogen wurde. In den basaleren Wurzelzonen breitete sich auch hier das Berberinsulfat gleich schnell aus, unabhängig davon, ob gleichzeitig ein Wasserstrom gleichsinnig oder gegen die Wanderrichtung des Farbstoffes verlief.

Die in diesen beiden Versuchsgruppen beobachteten Wanderungsgeschwindigkeiten des Farbstoffs lagen unter, im Bereich und bis etwa 100% über den Diffusionsgeschwindigkeiten von 0,1%igem Berberinsulfat in 10%iger Gelatine. Es wurde die Vermutung ausgesprochen, daß sich in diesen Unterschieden die verschiedene, plasmatisch bedingte Durchlässigkeit der Rindenzellen anzeigt. Weitere Versuche über diesen Fragenkomplex sind im Gange.

Aus den Ergebnissen der Hauptversuche muß also eindeutig der Schluß gezogen werden, daß eine Markierung des extrafaszikulären Wasserwegs in der Wurzel mit Berberinsulfat nicht möglich ist, weil Farbstoff und Wasser unabhängig voneinander wandern. Sogar gegen einen Wasserstrom kann die Farbstoffausbreitung bis zur doppelten Diffusionsgeschwindigkeit in Gelatine beschleunigt werden.

Die Einwände BAUERs zu dieser meiner Arbeit beruhen wohl teilweise auf einem völligen Mißverständnis meiner Problemstellung. Man darf selbstverständlich nicht, wie BAUER das tat, von vornherein als feststehend annehmen, daß das Wasser mehrere Bahnen des Ein- und Ausstroms zur Verfügung hat (die über die Membranen und die durch das Plasma und die Membranen von Vakuole zu Vakuole), wenn man, wie

das meine Absicht war, beweisen will, daß es im Sinne STRUGGERs nur eine einzige gibt, nämlich die über die Membranen. Mit dieser Annahme werden auch keineswegs, wie BAUER meint, die Ergebnisse BREWIGs angetastet, für den die Wurzel bzw. die Wurzelzone ein reagierendes Ganzes ist.

Im übrigen richtet sich die Kritik BAUERs nur gegen die Ergebnisse meiner zweiten Versuchsgruppe, die, wie schon gesagt, ausschließlich Bedeutung haben für die zahlenmäßige Auswertung der Hauptversuche, mit deren Tatsachen aber in keiner Weise verflochten sind. So wendet er sich z. B. gegen die von mir beobachteten hohen Farbstoffgeschwindigkeiten in Wurzelstücken. Die Geschwindigkeit von 5,35 mm/h bei Adventivwurzeln ist jedoch ausdrücklich von mir als Höchstgeschwindigkeit gekennzeichnet. Gerade diese war lediglich von Interesse, um bei den Hauptversuchen die wichtigen Mindestgeschwindigkeiten errechnen zu können (s. Originalarbeit).

Daß BAUER teilweise andere Farbgeschwindigkeiten gemessen und keine Unterschiede für Haupt- und Nebenwurzeln beobachtet hat, ist ganz verständlich. Er entnahm die Versuchswurzeln offenbar ein und demselben Wurzelsystem; ich arbeitete dagegen mit Wurzeln von verschieden alten Pflanzen: mit den Primärwurzeln einige Tage alter Keimlinge und andererseits mit Adventivwurzeln, die nach Amputation der Keimwurzel gewachsen waren. Damit erübrigt sich wohl sein Versuch, bei mir „Versuchsfehler" zu finden. Trotzdem möchte ich dazu kurz folgendes erwidern: Wenn in meinen Ausführungen die methodischen Dinge vielleicht etwas kurz gefaßt wurden, geschah das aus der Papiernot des Jahres 1945. Das Arbeiten mit Adventivwurzeln garantiert wegen des größeren Wurzelquerschnitts exaktere Werte. Es wurden natürlich stets die trockenen Wurzeln in Holundermark geschnitten, das ständig im Blaulicht auf anhaftende Farbe kontrolliert wurde. Nur gleichmäßig dicke Schnitte wurden ausgewertet, deformierte Schnitte ausgeschieden, ganz durchgefärbte nur erwähnt, um den Übergang zu kürzeren Versuchszeiten zu begründen, oder es wurde in anderen Fällen gerade dieser Zeitpunkt der Durchfärbung abgewartet, um mit längeren Versuchszeiten genauere Werte zu bekommen. In den Hauptversuchen wurden die gefärbten Zonen immer in Paraffinum liquidum zur Präparation gebracht.

Betrachtet man die Ergebnisse BAUERs unvoreingenommen, so findet man darin durchaus Bestätigungen meiner eigenen Beobachtungen: so zeigt seine Tabelle 4 ebenfalls, daß der Zusatz eines Osmotikums zur Farbgelatine die Geschwindigkeit des Farbstoffs nicht herabsetzt. Tabelle 2 und 5 beweisen, daß der Farbstoff mit doppelter Geschwindigkeit wandert beim Übergang von der Konzentration 0,1% auf 1% und daß die Farbstoffaufnahme aus Gelatine und wäßriger Lösung gleich gut

erfolgt. Tabelle 8 endlich demonstriert sogar implicite, daß eben nicht der Wassertransport in der Wurzel das Farbstoffvordringen regelt, womit BAUER also geradezu das Hauptergebnis meiner Untersuchung stützt.

Ich habe daher keinen Grund, an meiner Auffassung etwas zu ändern: Das Berberinsulfat bewegt sich unabhängig von einem und auch gegen einen meßbaren Wasserstrom in der Adventivwurzel von *Vicia faba* und ist daher zur Markierung des Wasserwegs in diesem Organ ungeeignet. Mit Berberinsulfat kann also überhaupt nicht bewiesen werden, daß der extrafaszikuläre Wasserweg in der Wurzel durch die Membranen geht.

Literatur.

BAUER, L.: Planta (Berl.) **42**, 367 (1953). — BREWIG, A.: Z. Bot. **31**, 481 (1937). HÜLSBRUCH, M.: Planta (Berl.) **34**, 221 (1945). — SIERP, H., u. A. BREWIG: Jb. wiss. Bot. **82**, 99 (1935). — STRUGGER, S.: Flora (Jena) **133**, 56 (1938). — Biol. Zbl. **59**, 274, 409 (1939). — Z. Bot. **35**, 97 (1940).

Dr. MAGDALENA HÜLSBRUCH,
Bonn a. Rh., Meckenheimer Allee 170, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 43, S. 571—575 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.

Kurze Mitteilung.

ÜBER DIE VERÄNDERUNG DER WASSERPERMEABILITÄT VON KARTOFFELKNOLLEN WÄHREND DER LAGERZEIT UND DURCH CUMARIN.

Von

HERMANN V. GUTTENBERG und GERHARD MEINL.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 8. April 1954.)

Seit dem Bekanntwerden der Untersuchungsergebnisse von REINDERS (1938, 1942), COMMONER und Mitarbeiter (1943), OVERBEEK (1944), LEVITT (1948) und BRAUNER und HASMAN (1949) weiß man, daß Heteroauxin (HA) unter aeroben Bedingungen die Wasseraufnahme von Kartoffelparenchym merklich zu steigern vermag. Diese vorliegenden Befunde lassen den Schluß zu, daß der HA-Effekt in unmittelbarer Beziehung zur aeroben Atmung steht, da die gesteigerte Wasseraufnahme nur bei Sauerstoffversorgung vor sich geht. BRAUNERs Untersuchungen ergänzten die früheren dadurch, daß er die Steigerung der Wasserpermeabilität durch HA-Gaben verschiedener Konzentration zeitlich genau erfaßte. Er stellte dabei fest, daß bereits nach 6 Std eine Erhöhung der Wasserpermeabilität eintritt, wenn HA unter aeroben Bedingungen in einer Konzentration von 10^{-3} g/cm³ geboten wird. Dazu kommen die neueren Untersuchungsergebnisse von HEMBERG (1949, 1950, 1952), die zeigen, daß sich während der Lagerung eine Verschiebung im Wuchs- und Hemmstoffverhältnis vollzieht, so daß die Keimung erst bei Verschwinden des sauren Hemmstoffes beginnen kann.

Unsere Untersuchungen sollten nun den Einfluß des Cumarins auf die Wasserpermeabilität des Kartoffelparenchyms zeigen. Von diesem Stoff wurde bekannt, daß er sowohl keimungs- als auch wachstumshemmend wirkt. Auch wurde von V. GUTTENBERG und BEYTHIEN (1952) als auch von V. GUTTENBERG und MEINL (1952) gezeigt, daß das Cumarin die Wasserpermeabilität bei *Rhoeo discolor* herabsetzt. Danach wäre zu erwarten, daß Kartoffelparenchym in gleicher Weise beeinflußt würde. Gleichzeitig sollte festgestellt werden, ob eine Änderung der Wasserdurchlässigkeit des Kartoffelparenchyms während der Lagerungszeit (November bis Mai) eintritt. Sollte dies der Fall sein, und zwar in dem Sinne, daß im Frühjahr der Wassereintritt leichter von statten geht,

so würde das den Schluß gestatten, daß zu dieser Jahreszeit permeabilitätserhöhende Wuchsstoffe überwiegen, die für die Keimung von Bedeutung sind. Cumarinzusatz müßte dann diesen Effekt zum Teil unterdrücken können.

Material und Methode.

Zur Untersuchung kamen Knollen der Sorte „Capella", die am 10. 11. 1952 geerntet worden waren. Die Lagerung erfolgte in unserem Institutskeller bei einer Durchschnittstemperatur von +3 bis 6° C und völliger Dunkelheit. In Anlehnung an die Untersuchungsmethode von BRAUNER (1949) gingen wir folgendermaßen vor: Aus der entkorkten Rindenschicht der Knollen wurden mittels eines Korkbohrers Scheibchen von 8 mm Durchmesser und 3 mm Dicke ausgestanzt. Diese Scheibchen spülten wir 15 min lang in Aqua dest. ab und bestimmten dann das Frischgewicht jedes einzelnen auf 1 mg genau. Daraufhin erfolgte 24stündiges Plasmolysieren in 0,5 mol Mannitlösung und anschließend Bestimmen des Plasmolysegewichtes. Die Deplasmolyse fand in 0,2 mol Mannitlösung statt, das Deplasmolysegewicht wurde nach 16 Std ermittelt. In einer Serie kamen jeweils 20 Scheibchen in 200 cm^3 Lösung bei 20° C zur Behandlung. Eine Durchlüftung der Lösungen fand nicht statt. Da eine Auswertung der Meßwerte direkt nicht möglich war, wurden sie auf Prozente des Frischgewichtes umgerechnet.

Ergebnisse.

Die Untersuchungen über die Veränderung der Permeabilitätsverhältnisse im Rindenparenchym der Knollen während der Lagerung lieferten nachstehende Ergebnisse.

Tabelle 1. *Gewichtsveränderung von Kartoffelscheibchen bei Plasmolyse und Deplasmolyse in der Zeit vom 24. 11. 52 bis 18. 5. 53*

Datum	Frischgewicht[1] mg	Plasmolysegewicht[2]		Deplasmolysegewicht[3]	
		absolut mg	in Prozent des Frischgewichtes	absolut mg	in Prozent des Frischgewichtes
24. 11. 1952	498	428	86	520	104,5
1. 12. 1952	490	427	86	518	104
9. 12. 1952	498	431	87	512	103
16. 12. 1952	400	334	83,5	420	105
23. 12. 1952	375	322	86	393	108
8. 1. 1953	376	342	90	393	104,5
22. 1. 1953	377	313	83	403	107
20. 4. 1953	436	354	81	484	111
30. 4. 1953	427	342	82	479	112
18. 5. 1953	427	338	79	487	114

[1] Mittlerer Fehler des Frischgewichtes in Prozent: ±3,2 bis ±7,0.
[2] Mittlerer Fehler des Plasmolysegewichtes in Prozent: ±3,8 bis ±9,0.
[3] Mittlerer Fehler des Deplasmolysegewichtes in Prozent: ±3,5 bis ±7,0.

In der Tabelle 1 sind die Durchschnittswerte einer Serie (bezogen auf ein Scheibchen) mit dem mittleren Fehler (als Fußnote) und die auf das Frischgewicht bezogenen Prozente angegeben.

Betrachten wir als erstes die Werte der Frischgewichte, so fällt auf, daß die Januarwerte besonders niedrig liegen, obwohl gleich große Scheibchen zur Verwendung kamen. Die Erklärung kann nur darin zu suchen sein, daß die vor der Gewichtsbestimmung 15 min gewässerten Scheibchen nur wenig Wasser aufgenommen haben, da die Protoplasten besonders impermeabel waren. Diese Vermutung wird durch den Verlauf der Plasmolyse und Deplasmolyse und der danach ermittelten Gewichte bekräftigt. Während der 24stündigen Plasmolyse erlitt das Herbst- und Wintermaterial einen Gewichtsverlust von etwa 14%, das Frühjahrsmaterial einen solchen von etwa 20%. Wägungen nach 16stündiger Deplasmolysezeit zeigen anfangs Gewichtszunahmen von 4% über das Frischgewicht hinaus, später von 12—14%. Die erhöhte Wasseraufnahme des Frühjahrsmaterials während der Deplasmolyse durch erhöhte Inhaltssaugkraft zu erklären, ist insofern nicht möglich, als während der Plasmolyse das Frühjahrsmaterial mehr Wasser als das Wintermaterial verlor. Daher kann diese Erscheinung nur auf eine erhöhte Durchlässigkeit der Protoplasten zurückgeführt werden, denn erhöhte Inhaltssaugkraft müßte sich während der Plasmolyse hemmend bemerkbar machen.

In der Tabelle 2 sind die Untersuchungsergebnisse zusammengestellt, die mit Cumarin 10^{-4} g/cm³ als Zusatz zum Deplasmolyticum nach 16 Std ermittelt wurden.

Tabelle 2. *Gewichtsveränderungen von Kartoffelscheibchen bei Plasmolyse und Deplasmolyse in der Zeit vom 22. 12. 52 bis 18. 5. 53. Dem Deplasmolyticum wurde Cumarin 10^{-4} g/cm³ zugesetzt.*

Datum	Frischgewicht[1] mg	Plasmolysegewicht[2]		Deplasmolysegewicht[3]	
		absolut mg	in Prozent des Frischgewichtes	absolut mg	in Prozent des Frischgewichtes
22. 12. 1952	394	338	86	348	88
22. 1. 1953	403	357	88	370	93
20. 4. 1953	416	345	82	356	85
30. 4. 1953	435	360	85	372	88
10. 5. 1953	424	346	82,5	360	85
11. 5. 1953	412	338	82	341	83
18. 5. 1953	436	347	80	370	85

[1] Mittlerer Fehler des Frischgewichtes in Prozent: ±4,2 bis ±9,8.
[2] Mittlerer Fehler des Plasmolysegewichtes in Prozent: ±5,9 bis ±9,2.
[3] Mittlerer Fehler des Deplasmolysegewichtes in Prozent: ±3,8 bis ±6,1.

Bei Betrachtung der Frischgewichte und Deplasmolysegewichte dieser Tabelle ist festzustellen, daß im Gegensatz zu Tabelle 1 das

Deplasmolysegewicht durchweg niedriger als das Ausgangsgewicht liegt. Da, abgesehen vom Cumarinzusatz, keinerlei Unterschiede gegenüber der oben genannten Versuchsserie bestanden, muß die Hemmung der Wasseraufnahme durch das Cumarin bewirkt worden sein. Wie in der Tabelle 1, so kann auch bei den Cumarinversuchen an Hand des Plasmolyseverlaufes und der daraus resultierenden Gewichte ein gewisser Einfluß der Lagerungszeit auf die Permeabilität festgestellt werden.

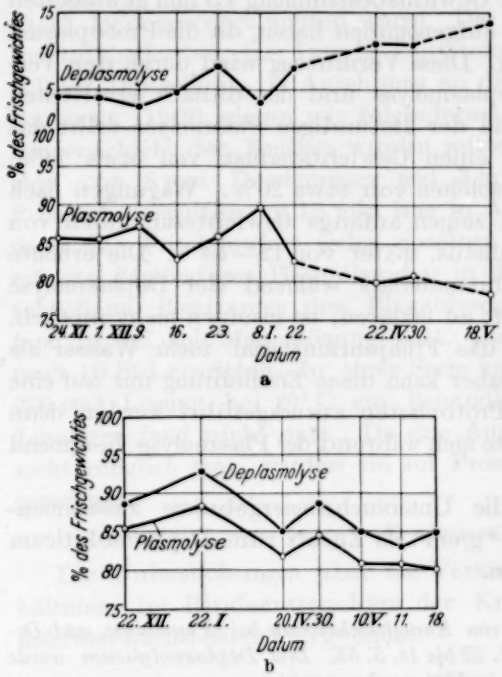


Abb. 1 a u. b. a Schwankungen der auf das Frischgewicht bezogenen Plasmolyse- und Deplasmolysegewichte während der Lagerzeit. b Dasselbe nach Cumarinzusatz.

Zur besseren Vergleichsmöglichkeit der Tabelle 1 und 2 sind die prozentual auf das Frischgewicht bezogenen Plasmolyse- und Deplasmolysewerte graphisch dargestellt.

In dieser Darstellung fällt auf, daß der Verlauf der Plasmolyse und Deplasmolysegewichtskurve fast spiegelbildlich erfolgt. Einem geringen Wasserverlust während der Plasmolyse entspricht auch eine geringe Gewichtszunahme während der Deplasmolyse. Diese Tatsache wird besonders am 8. 1. 53 deutlich. In dieser Zeit erfolgte ein heftiger Kälteeinbruch, der sich auf das untersuchte Material ausgewirkt haben muß. An diesem Tage finden wir bei sonst gleicher Plasmolysezeit nur eine 10%ige Gewichtsabnahme; entsprechend dazu auch nur eine 4%ige Gewichtszunahme während der Deplasmolyse. In der 2. Serie fällt bei Betrachtung des Deplasmolyseverlaufes mit Cumarin auf, daß in keinem Falle das Ausgangsgewicht auch nur annähernd erreicht wird. Das Cumarin setzt die Permeabilität während der Deplasmolyse bedeutend herab. Auffällig an dem Kurvenverlauf ist ferner die Tatsache, daß die Plasmolyse- und Deplasmolysekurve fast parallel laufen, ganz im Gegensatz zum spiegelbildlichen Verlauf der Kurven in den ersten Untersuchungen. Diese Tatsache läßt den Schluß zu, daß sich die Cumarinhemmwirkung besonders dann bemerkbar macht, wenn eine

erhöhte Permeabilität — dargestellt durch starke Gewichtsverluste während der Plasmolyse — vorliegt.

Unsere Untersuchungen lassen zusammenfassend erkennen, daß sich während der Lagerungszeit eine erfaßbare Veränderung der Wasserpermeabilität des Rindenparenchyms von Kartoffelknollen vollzieht. Gleichzeitig konnte gezeigt werden, daß die vom Herbst zum Frühjahr hin ansteigende Permeabilität durch Cumarin in der Konzentration 10^{-4} g/cm³ weit unter das Normalmaß herabgesetzt werden kann. Ganz unterschiedlich zur Heteroauxinwirkung ergaben sich diese Beobachtungen unter „anaeroben" Bedingungen, d. h. ohne besondere Durchlüftung. Das läßt vermuten, daß das Cumarin, im Gegensatz zum Heteroauxin, nicht über den Atmungsprozeß hemmend eingreifen dürfte.

Die Tatsache, daß das Austreiben der Kartoffel im Frühjahr mit einem Anstieg der Wasserpermeabilität verbunden ist, macht es wahrscheinlich, daß man durch eine künstliche Erhöhung der Permeabilität ein vorzeitiges Austreiben der Kartoffel erreichen kann. Es wäre zu untersuchen, inwieweit die bekannten, das Treiben anregenden Mittel — oder andere Substanzen — die Wasserpermeabilität in diesem Sinne beeinflussen. Dann bestünde die Aussicht, das Austreiben der Kartoffelknollen auf dem Wege der Erhöhung der Wasserpermeabilität anzuregen und zu fördern. Umgekehrt ist anzunehmen, daß man durch passende Cumaringaben das Austreiben verhindern könnte.

Literatur.

Brauner, L., u. M. Hasman: Bull. Fac. Méd. Istanbul **12**, 57 (1949). — Commoner, B., S. Fogel and W. H. Muller: Amer. J. Bot. **30**, 23 (1943). — Guttenberg, H. v., u. A. Beythien: Planta (Berl.) **40**, 36 (1952). — Guttenberg, H. v., u. G. Meinl: Planta (Berl.) **40**, 431 (1952). — Hemberg, T.: Physiol. Plant. **2**, 24 (1949); **3**, 17 (1950); **5**, 115 (1952). — Levitt, J.: Plant Physiol. **23**, 505 (1948). — Overbeek, J. van: Amer. J. Bot. **31**, 265 (1944). — Reinders, D. E.: Rec. Trav. bot. néerl. **39**, 1 (1942). — Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. **41**, 820 (1938).

Prof. Dr. Hermann v. Guttenberg, Botanisches Institut der Universität Rostock, Doberanerstraße 143.

Autorenverzeichnis des 43. Bandes.

Barthelmess, A., Über Musterbildung am Sproßscheitel der Phanerogamen. S. 393.

Becker, T., Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei *Kalanchoë Blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. S. 1.

Bergann, F., Über den Schädlingsbefall von Chimärenfrüchten. S. 411.

Bünning, E., und H. Ilg, Polaritätsstörungen bei Pflanzenzellen durch Äthylen. S. 472.

Bünsow, R. s. Harder, R. S. 315.

Czaja, A. Th., Mikroskopischer Nachweis von Amylose und Amylopektin am Stärkekorn sowie zweier Typen von Stärkekörnern. S. 379.

Eberhardt, F., Über die Beziehungen zwischen Atmung und Anthocyansynthese. S. 253.

Egle, K., und W. Schenk, Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. S. 83.

Ehrenberg, M., Einfluß verschiedenen Licht-Dunkelwechsels auf die Rhythmik der Phosphataseaktivität in den Blättern von *Kalanchoë Blossfeldiana*. S. 528.

Eschrich, W., Beiträge zur Kenntnis der Wundsiebröhrenentwicklung bei *Impatiens Holsti*. S. 37.

Fischer, A., Über die papierchromatographische und papierelektrophoretische Trennung von Indolderivaten. S. 288.

Geitler, L., Abhängigkeit der Membranbildung von der Zellteilung bei Diatomeen und differentielle Teilungen im Zusammenhang mit der Bildung der Innenschalen. S. 75.

Guttenberg, H. v., und G. Meinl, Über die Veränderungen der Wasserpermeabilität von Kartoffelknollen während der Lagerzeit und durch Cumarin. (Kurze Mitteilung.) S. 571.

Harder, R., und R. Bünsow, Über die Wirkung der Tageslänge vor der Kurztaginduktion auf die Blütenbildung von *Kalanchoë Blossfeldiana*. S. 315.

Hülsbruch, M., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Kurze Mitteilung.) S. 566.

Ilg, H. s. Bünning, E. S. 472.

Kuchar, K. W., Über die Anwendbarkeit von Alkalinitäts- und CO_2-Bestimmungen zur Beurteilung der Assimilation submerser Pflanzenbestände. S. 241.

— Photosynthese von Chara-Beständen bei geringem Kohlensäure- und Bicarbonatgehalt des Wassers. S. 446.

Laibach, F., und A. Zenker, Zur Kältebeeinflussung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen. S. 250.

Linser, H., Über die Wirkung von Indol-3-Essigsäure auf das Längenwachstum von Keimlingen verschiedener *Brassica*-Arten. S. 440.

Mader, H., Untersuchungen an Korkmembranen. S. 163.

Meinl, G. s. Guttenberg, H. v. S. 571.

Nothdurft, H., Untersuchungen über den Jahresrhythmus und die Vertikalschichtung des Phytoplanktons in Weihern. S. 495.

Raadts, E. s. Söding, H. S. 25.

Rappert, F. s. Rauh, W. S. 325.

Rauh, W., und F. Rappert, Über das Vorkommen und die Histogenese von Scheitelgruben bei krautigen Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der Ganz- und Halbrosettenpflanzen. S. 325.

Roth, I., Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Studien an *Sarracenia*-Schlauchblättern. S. 133.

— Entwicklung und histogenetischer Vergleich der Nektar- und Verdauungsdrüsen von *Nepenthes*. S. 361.

Schenk, W. s. Egle, K. S. 83.

Schöfer, G., Untersuchungen über die Polymorphie einheimischer Veilchen. S. 537.

Schötz, F., Über Plastidenkonkurrenz bei Oenothera. S. 182.

Schwemmle, B., Über die tagesperiodischen Änderungen des Reaktionsvermögens von Keimpflanzen auf niedrige Temperatur. S. 98.

Söding, H., und E. Raadts, Über das Verhalten des Wuchsstoffes der Koleoptilenspitze gegen Säure und Lauge. S. 25.

Straka, H., Pollenanalytische Datierung zweier Vulkanausbrüche bei Strohn (Eifel). S. 461.

Woll, E., Untersuchungen über die cytologische Differenzierung einiger Pflanzengallen. S. 477.

Wulff, H. D., Cytologische Untersuchungen an einem pentaploiden Rosenbastard (Rosa hybr. „315“) und seiner Nachkommenschaft. S. 420.

Zenker, A. s. Laibach, F. S. 250.